

Periodische Schwankungen  
von Photosynthese und Atmung  
bei Hydrodictyon

Inaugural-Dissertation  
zur Erlangung des Doktorgrades  
der Philosophischen Fakultät  
der Philipps-Universität zu Marburg

Vorgelegt von

WALTER JOSEF SCHÖN

aus Freudenthal



Marburg 1954 (D 4)

Als Dissertation angenommen am 20. Juli 1954

Berichterstatter: Professor Dr. A. PIRSON

Mitberichterstatter: Professor Dr. H. J. BOGEN

Tag der mündlichen Prüfung: 28. Juli 1954

---

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät

Abdruck aus der  
Flora oder allgemeinen botanischen Zeitung. Bd. 142. 1955  
Herausgegeben von  
F. FIRBAS, Göttingen, K. MOTHES, Gatersleben und A. PIRSON, Marburg  
VEB GUSTAV FISCHER VERLAG · JENA

Satz und Druck: Druckerei „Magnus Poser“, Jena

Printed in Germany

Veröffentlicht unter der Lizenznummer 1279 des Amtes für Literatur und Verlagswesen  
der Deutschen Demokratischen Republik

# Periodische Schwankungen der Photosynthese und Atmung bei *Hydrodictyon*

Von

Walter J. Schön

Mit 23 Abbildungen im Text

(Eingegangen am 19. Februar 1955)

## A. Einleitung

Die koloniebildende Grünalge *Hydrodictyon reticulatum* stellt in der Reihe der Chlorococcales die morphologisch höchstdifferenzierte Form dar. Die fortschreitende Entwicklung von einfach gestalteten Organismen zu diesem stark abgeleiteten Zelltyp hat offenbar auch eine zunehmende Komplizierung des physiologischen Geschehens mit sich gebracht. Beim Studium verschiedener physiologischer Größen war NEEB (1952) auf eine Reihe von Besonderheiten des physiologischen Verhaltens dieser Alge gestoßen, die den einfacheren Vertretern der Reihe zu fehlen scheinen.

Unter anderem läßt sich *Hydrodictyon* nicht im Dauerlicht heranziehen, sondern bedarf zu seiner Entwicklung eines regelmäßigen Wechsels von Licht und Dunkelheit. Die Zellverlängerung spielt sich während dieses Beleuchtungswechsels vornehmlich im Licht ab, aber auch hier nicht gleichmäßig, sondern mit einer charakteristischen Periodik, die auch nach dem Übergang zu konstanter Belichtung noch eine Zeitlang nachwirkt (PIRSON und DÖRING 1952). Wichtig für die Kausalanalyse dieser Erscheinung war die Kenntnis des stoffwechselphysiologischen Verhaltens von *Hydrodictyon*.

Schon NEEB (1952) hat in seiner, einen größeren physiologischen Problemkreis umfassenden Arbeit in dieser Richtung einige Hinweise gegeben. Seine Ergebnisse waren jedoch mit einer verhältnismäßig wenig empfindlichen Methode (Bestimmung des gelösten Sauerstoffs nach WINKLER) gewonnen worden und auch nicht umfassend genug, um endgültige Schlüsse zuzulassen. Der Gaswechsel von Photosynthese und Atmung mußte daher gesondert untersucht werden.

Als genaue und empfindliche Methode zur Bestimmung des photosynthetisch produzierten bzw. bei der Atmung verbrauchten Sauerstoffs hat sich die polarographische bzw. polarometrische gut bewährt. Diese gestattet es auch geringe Konzentrationsänderungen bei kleinen Flüssigkeitsmengen schnell und zuverlässig zu bestimmen.

Einige Teilergebnisse, wonach die Periodizität des Wachstums ihr Gegenstück im gleichfalls periodischen Verlauf von Photosynthese und Atmung findet, wurden schon an anderer Stelle veröffentlicht (PIRSON, SCHÖN und DÖRING 1954). An diesen Befunden war besonders bemerkenswert, daß die durch die Wirkung von verschiedenen Beleuchtungsfrequenzen induzierte Periodizität sich auf die Photosynthese, Atmung und das Wachstum auswirkt, und daß beide Vorgänge einige Zeit bei konstanter Belichtung bzw. Verdunkelung in der angestoßenen Frequenz weiterschwingen. Diesem Phänomen ist in der vorliegenden Arbeit besondere Beachtung geschenkt.

## B. Methodik

### 1. Anzucht des Versuchsmaterials

Bisher wurde *Hydrodictyon* bei Normalaufzucht in Nährlösung mit einem Zusatz von Erdbabkochung kultiviert (NEEB 1952). Bei der Herstellung derselben läßt sich eine konstante Ionenzusammensetzung nicht erreichen. Die Kulturlösung sollte aber nach unserem Arbeitsprogramm auch im Stoffwechselversuch zur fortlaufenden polarometrischen Sauerstoffbestimmung verwendbar sein. Diese setzt jedoch eine konstante Ionenkonzentration voraus. Es war daher notwendig, zu einer Kulturtechnik überzugehen, bei der auf den Zusatz von Erdbabkochung verzichtet werden konnte.

Da die Hauptwirkung der Erdbabkochung bei *Hydrodictyon* in der Bindung von Schwermetallionen besteht, wurde die besonders gegen Kupferspuren empfindliche Alge in gereinigtem Wasser angezogen. Einfach destilliertes Wasser wurde in einem Arbeitsgang zweimal über Quarz destilliert (Apparatur der Hanauer Quarzschmelze) und unter besonderen Vorsichtsmaßnahmen in 5 l fassenden, aus gesintertem Quarzglas bestehenden Töpfen aufgefangen. Dieses dreifach destillierte Wasser wurde alsbald zur Herstellung der Nährlösung verwendet. Als Chemikalien wurden nur MERCK-Reagenzien „zur Analyse“ benutzt. Die Verwendung von Komplexbildnern (EDTA, Trilon) bringt nach unseren bisherigen Erfahrungen Komplikationen im Fortpflanzungsverhalten mit sich.

Da sich die in der Nährlösung nach NEEB verwendete Salzkonzentration (ohne Erdbabkochung) sowohl im Wachstumsversuch als auch für die Ausbildung der Sauerstoffstufe im Polarogramm als zu gering erwies, wurde sie verdoppelt, was ohne Beeinträchtigung des Wachstums möglich war. Als notwendige Spurenelemente wurden Fe, Zn und Mn zugesetzt. Diese wurden aus Stammlösungen, die in Quarzkölbchen vorrätig gehalten wurden, in der in Tabelle 1 angegebenen Konzentration verabfolgt. Alle anderen Nährsalze wurden frisch eingewogen.

Je 1000 ml der kompletten Nährlösung wurden in Quarz- (Rotosil-) Schalen eingefüllt. Die zur Aufzucht bestimmten Jungnetze wurden aus einem Vorratsgefäß

Tabelle 1

## Zusammensetzung der Nährlösung

| Auf 1000 ml Wasser: | Substanz                                      | Milligramm |
|---------------------|-----------------------------------------------|------------|
|                     | KNO <sub>3</sub>                              | 25         |
|                     | MgSO <sub>4</sub> · 7 H <sub>2</sub> O        | 25         |
|                     | KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>               | 34,5       |
|                     | CaNO <sub>3</sub> · 4 H <sub>2</sub> O        | 100        |
| Spurenelemente:     |                                               |            |
|                     | Fe als FeSO <sub>4</sub> · 7 H <sub>2</sub> O | 100 γ      |
|                     | Zn als ZnSO <sub>4</sub> · 7 H <sub>2</sub> O | 10 γ       |
|                     | Mn als MnCl <sub>2</sub> · 4 H <sub>2</sub> O | 5 γ        |

p<sub>H</sub> = 6,90.

mit einer Platinnadel ausgelesen und in dreifach destilliertem Wasser gründlich abgespült; jeweils drei Netze kamen in die vorbereiteten Schalen, die mit einem Rundfilter staubdicht verschlossen wurden. Zur Anzucht wurden nur Netze von einer Durchschnittslänge von 3 bis 4 mm verwendet, die nach dem Schlüpfen aus dem Mutternetz eine mehrwöchige Ruheperiode im Schwachlicht in dichter Packung durchgemacht hatten. Während einer solchen Vorbehandlung („Streckungsruhe“) zeigt *Hydrodictyon* kaum einen Längenzuwachs, während die Substanzproduktion noch weiterläuft (NEEB 1952). Die beimpften Schalen wurden in ein großes, temperaturkonstantes Wasserbad mit Rührwerk eingesetzt. Die Anzuchttemperatur betrug 20° (± 0,2°). Die Anzuchtanlage wurde mit vier 40-Watt-Osram-Mattglasglühlampen gleichmäßig ausgeleuchtet. Die Beleuchtungsstärke wurde mit einem Luxmeter so einreguliert, daß unter dem Abdeckfilter der Kulturschalen eine Beleuchtungsstärke von 300 Lux herrschte. Die Einschaltung der gewünschten Licht/Dunkelzeiten besorgte eine Schaltuhr.

Da die verwendete Nährsalzkonzentration, verglichen mit den üblichen Kulturlösungen einzelliger Grünalgen, verhältnismäßig gering war, mußte dafür Sorge getragen werden, daß keines der lebensnotwendigen Elemente ins Minimum geriet. Aus diesem Grunde wurde bei jungen Kulturen die Nährlösung nach längstens 7 Tagen, bei älteren schon nach 3 Tagen erneuert.

Da bei der polarometrischen Sauerstoffbestimmung mit Quecksilberelektroden gearbeitet wird, war zu prüfen, ob reinstes, d. h. zweimal im Vakuum destilliertes Quecksilber einen schädigenden Einfluß auf die Entwicklung des Wassernetzes ausüben kann. Als einfachster Test wurde neben der laufenden mikroskopischen Beobachtung die Kontrolle der Wachstumsgeschwindigkeit gewählt. Dabei ergab sich, daß bei Vermeidung höheren Chloridgehalts und bei neutraler Reaktion die Anwesenheit von Quecksilber im Kulturmedium keine sofortige Störung des Wachstums herbeiführt. Wenn nach mehreren Tagen eine leichte Hemmung der Netzverlängerung auftritt, so bedeutet dieselbe jedoch keine Beeinträchtigung des normalen Entwicklungszyklus; die Zoosporenbildung, die schon bei leichten Ernährungsstörungen durch Gametenbildung ersetzt wird, ist auch noch nach wochenlanger Anwesenheit von Quecksilber unbehindert. Damit fallen die Einwände, die von verschiedener Seite gegen die Verwendung von metallischem Quecksilber wegen seiner Giftigkeit als Elektrodenmaterial zur Sauerstoffbestimmung bei biologischen Objekten gemacht wurden, zumindest für *Hydrodictyon* weg (vgl. hierzu DIRSCHERL und BERGMAYER 1950).



schaltung eines Elektrolytkondensators (5000 mF) zum Empfindlichkeitsregler ausgeglichen (LINGANE und KERLINGER 1940). Die erforderliche Spannung wurde von einem geeichten Widerstandsmeßdraht abgegriffen. Als Gleichstromquelle diente eine 4,5-Volt-Trockenbatterie.

Zur Konzentrationsbestimmung des gelösten Sauerstoffes wurde die bei + 0,9 Volt gelegene Sauerstoffstufe herangezogen. Die Bestimmung der Stufenhöhe wird allerdings dadurch erschwert, daß sich im Stromspannungsdiagramm zwischen 0,4 und 0,9 Volt ein steiles Maximum ausbildet. In diesem Bereich ist der Diffusionsstrom der Sauerstoffkonzentration nicht proportional. (Über die Theorie der Sauerstoffmaxima vgl. HEYROVSKY 1941, KOLTHOFF und LINGANE 1952 und v. STACKELBERG 1950.) Durch Zugabe eines Kolloids zur Versuchslösung oder schon durch einfache Filtration läßt sich das Maximum soweit reduzieren, daß man hinter dem ausklingenden Maximum die Stufenhöhe zuverlässig bestimmen kann (WANNER 1945). Bei den vorliegenden Untersuchungen wurde so verfahren, daß die Lösung vor dem Versuch filtriert wurde. Diese Vereinfachung war deshalb zulässig, weil die Versuchslösung keine Ionen oder Stoffe enthielt, die unmittelbar hinter der Sauerstoffstufe eine zusätzliche Depolarisationsstufe hätten ergeben können.

Zwischen dem gemessenen Diffusionsstrom und der Konzentration des gelösten Sauerstoffes besteht die einfache Beziehung (HOHN 1937):

$$i = k \cdot \text{Co}_2 \cdot (T).$$

Darin bedeuten:  $i$  = Diffusionsstrom,  $k$  = ein Proportionalitätsfaktor, sogenannte ILKOVIČ-Konstante,  $\text{Co}_2$  = Konzentration des gelösten Sauerstoffes.

Der Diffusionsstrom  $i$  (gemessen als Stufenhöhe) ist demnach der Sauerstoffkonzentration direkt proportional. (Eine Temperaturkorrektur brauchte nicht vorgenommen zu werden, weil alle Messungen in einem Thermostaten bei  $20 \pm 0,1^\circ$  ausgeführt wurden.)

Es ist üblich, bei der Darstellung der Versuchsergebnisse nicht Absolutwerte aufzutragen, sondern diese als Stufenhöhe in Millimeter Galvanometerausgang auszuzeichnen (PETERING und DANIELS 1938, DUTTON und MANNING 1941, DIRSCHERL und BERGMAYER 1950). Absolutwerte kann man im Bedarfsfalle Eichkurven entnehmen, die man sich vor der Versuchsanstellung für jede verwendete Kapillare herstellt. Im vorliegenden Falle wurden entsprechende Eichkurven durch Parallelbestimmung des gelösten Sauerstoffes nach WINKLER erhalten.

Die Messung des produzierten bzw. verbrauchten Sauerstoffes erfolgte in einer 32 ml fassenden, runden Meßzelle aus Jenaer Geräteglas (Abb. 1, MZ). Die Kapillare der Tropfelektrode (Kathode) ist durch den die Meßzelle dicht verschließenden Gummistopfen geführt und sitzt im Zentrum der Zelle ( $T_e$ ). Das Niveau-, gleichzeitig Vorratsgefäß für das austropfende Quecksilber ( $N$ ) wurde etwa 80 cm über der Meßzelle in einem Stativring festgehalten, der durch Heben und Senken die gewünschte Tropfzeit von 2,5 sec/Tropfen einzustellen gestattete. In das Vorratsquecksilber tauchte ein 1,5 mm starker Platindraht als negative Stromzuführung ein. Neben der Kapillare war ein kleiner Handrührer aus Edelstahldraht durch den Gummistopfen geführt ( $R_h$ ), der die Durchmischung der Versuchslösung vor jeder Ablesung gestattete. Der Boden der Meßzelle war etwas geneigt, so daß das zutropfende Quecksilber in die unpolarisierbare Bodenelektrode (Anode,  $Be$ ) abfließen konnte. Die Anode war ebenfalls eine Quecksilberelektrode; sie war als eine Glaskugel von 1 cm Durchmesser mit einem kleinen Schliff an der Meßzelle befestigt. Ein eingeschmolzener Platindraht diente als positive Stromzuführung. Am Grunde der Kugel war eine Überlaufkapillare ( $U_k$ )

angeschmolzen, die das von der Tropfelektrode zufließende Quecksilber ableitete. Dadurch war sowohl die Konstanz des Volumens der Versuchslösung als auch das der Anode über längere Versuchszeiten hinweg gewährleistet.

Zur Durchführung der Versuche wurden zwei Thermostaten benötigt. Der erste (I) war ein großes Wasserbad von 40 l Inhalt mit durchfließendem Wasserstrom (Zufluß:  $Zf_1$ , Überlaufgefäß:  $\dot{U}_1$ ). Die Temperaturregelung erfolgte durch das „Thermomix“-Gerät der Fa. Braun, Melsungen, mit Tauchsieder ( $H$ ), Kontaktthermometer ( $K_1$ ) und Umwälzpumpe ( $R_1$ ). Letztere speiste gleichzeitig den eigentlichen Versuchsthermostaten mit Wasser von konstanter Temperatur ( $20^\circ \pm 0,4^\circ$ ). Der Thermostat I nahm in mehreren Quarzschalen ( $V_g$ ) das gesamte, für eine Versuchsreihe benötigte Algenmaterial auf, das hier unter den gleichen Bedingungen gehalten wurde, wie sie im eigentlichen Versuch vorlagen. Die geforderte Beleuchtungsstärke wurde durch eine über den Gefäßen verstellbare 100-Watt-Osram-Mattglaslampe einreguliert ( $L_1$ ).

Dem Versuchsthermostat (II) diente ein kleineres Wasserbad (Inhalt 8 l), das von der Umwälzpumpe des Thermostaten I mit Wasser von konstanter Temperatur versorgt wurde. Die Durchflußgeschwindigkeit mußte so groß sein, daß keine Erwärmung des Wassers durch die unter dem Thermostaten angebrachte Beleuchtungseinrichtung auftrat. Sie war regelbar durch Veränderung der Umdrehungszahl der Umwälzpumpe. Bei einer Durchflußgeschwindigkeit von 0,4 l/min blieb die Temperatur bei  $20^\circ$  ( $0,1^\circ$ ) konstant. Kleinere Temperaturdifferenzen ( $0,4^\circ$ ) wurden mit einer Ringheizung ( $H_f$ ), die von einem Kontaktthermometer ( $K_2$ ) gesteuert wurde, ausgeglichen. Ein Rührer ( $R_2$ ) sorgte für Durchmischung des Bades. Die Beleuchtungseinrichtung war wie der Thermostat innen weiß lackiert und nahm eine 60-Watt-Osram-Mattglasglühlampe auf. Die Seitenwände des Lichtkastens waren durchbrochen ( $L$ ), um die bei eingeschalteter Beleuchtung auftretende Wärme abzuleiten. Thermostat und Lichtkasten waren durch eine planparallele Glasplatte ( $G_p$ ) voneinander getrennt. Durch auswechselbare und miteinander kombinierbare Milch- und Mattglasscheiben ( $M_p$ ) konnte die Beleuchtungsstärke in Stufen von je 100 Lux variiert werden.

Die Meßzelle wurde in den Thermostaten eingesetzt und mit einer Stativklemme befestigt. Durch entsprechende Wahl des Bodenabstandes der Meßzelle vom Boden des Thermostaten konnte die gewünschte Beleuchtungsstärke genau einreguliert werden. Die Meßzelle tauchte bis an den oberen Rand des Wassers ein; die Höhe des Wasserspiegels wurde durch einen kleinen Schieber ( $Sch$ ) am Abflußrohr ( $A_f$ ) einreguliert.

Zur Versuchsanstellung wurde die Meßzelle mit der vorher filtrierten und unter Luftabschluß aufbewahrten Lösung gefüllt, mit dem Gummistopfen und der durchgeführten Kapillare verschlossen und bei konstanter Tropfzeit (2,5 sec/Tropfen) eine vollständige (von 0,0 bis 1,5 Volt) Stromspannungskurve aufgenommen, um die genaue Lage des eventuellen Sauerstoffmaximums zu bestimmen. Ihre Kenntnis war besonders bei längeren Versuchsserien von Bedeutung (vgl. den vorigen Abschnitt). Man kann dann die Stufenhöhe, auch ohne eine gesamte Stromspannungskurve aufgenommen zu haben, durch geeignete Spannungswahl hinter dem ausklingenden Maximum bestimmen. Es genügt dann, wenn man zwei Messungen vornimmt: Man bestimmt die Höhe des Grundstromes bei 0,1 Volt und die Höhe des Grenzstromes hinter dem Maximum; in unseren Versuchen meist bei 1,2 Volt, in selteneren Fällen bei 1,3 Volt. Jedoch sind häufige Kontrollen nicht zu umgehen (vgl. PETERING und DANIELS 1938). Aus der Differenz der beiden gemessenen Ströme ergibt sich die Stufenhöhe  $h$  und damit die Konzentration des gelösten Sauerstoffs. Sie betrug

bei unserer luftgesättigten Lösung unter Normalbedingungen bei einer Tropfzeit von 2,5 sec/Tropfen und der Stromempfindlichkeit des Galvanometers 1/10 60 mm ( $\pm 1$  mm), bei 1 m Skalenabstand. Das entspricht 8 mg gelöstem Sauerstoff im Liter. Nach dieser Kontrollmessung kann man die Sauerstoffproduktion bzw. -verbrauch des Versuchsmaterials laufend vermessen.

Je fünf Netze wurden einer Vorratsschale in dem Thermostaten I entnommen und in die Meßzelle eingelegt. Sie schwebten frei in Bodennähe, um die Tropfelektrode verteilt, ohne sich gegenseitig zu beschatten. Der Diffusionsweg des Sauerstoffs war von jedem Ort des Algenmaterials an die Tropfelektrode nicht größer als 8 mm, so daß die Elektrode sofort auf jede Konzentrationsänderung des Sauerstoffs ansprach. Um auch den kleinsten Konzentrationsunterschied oder Stagnationseffekt zu vermeiden, wurde trotzdem die Lösung vor jeder Ablesung mit dem kleinen Handrührer durchmischt.

Da die Stoffwechselwerte auf das Trockengewicht zu beziehen waren und dieses sich innerhalb von 8 Stunden merklich verändert, wurde bei Photosyntheseversuchen die Meßzelle nach 3 Stunden entleert, mit neuer Versuchslösung und neuem Algenmaterial aus einem Vorratsgefäß (Thermostat I) beschickt und der Versuch fortgesetzt.

Zu diesem Zweck wurde die Meßzelle geöffnet und dem Thermostaten entnommen und danach die Bodenelektrode entfernt. Dabei floß die Versuchslösung mit den Netzen ab. Diese wurden sofort in einem kleinen Tiegel der Trockengewichtsbestimmung zugeführt. Nach der Neufüllung der Meßzelle wurde gewöhnlich eine Stromspannungskurve zur Kontrolle aufgenommen. Nach einiger Übung war die Operation in einer halben Minute beendet.

Bei Atmungsmessungen wurde ähnlich verfahren, nur mit dem Unterschied, daß die Versuchslösung alle 6 Stunden gewechselt und das Trockengewicht bestimmt wurde.

Bei der graphischen Darstellung wurde die Sauerstoffproduktion bzw. der Verbrauch als Zu- bzw. Abnahme des Galvanometerauschlages ( $\Delta h$ ) pro Stunde und pro Milligramm Trockengewicht in Abhängigkeit von der Tageszeit aufgetragen.

## C. Experimenteller Teil

### 1. Verlauf und Photosynthese und Atmung im 12stündigen Licht/Dunkelwechsel

Zunächst wurde der von NEEB (1952) aufgefundene tagesperiodische Verlauf von Photosynthese und Atmung genauer verfolgt. Es zeigte sich in Übereinstimmung mit der schon vorliegenden Erfahrung, daß die Photosynthese innerhalb einer in der natürlichen Tageszeit gelegenen 12stündigen Lichtperiode nicht gleichmäßig verläuft; sie steigt vielmehr nach einsetzender Belichtung rasch an und erreicht nach 4 bis 5 Stunden einen Höchstwert. Diese Maximalleistung wird aber nicht beibehalten; vielmehr sinkt die Photosynthese im weiteren Verlauf der Belichtung wieder ab und hat nach insgesamt 12 Stunden nur noch  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$  des Mittelwertes (Abb. 2).

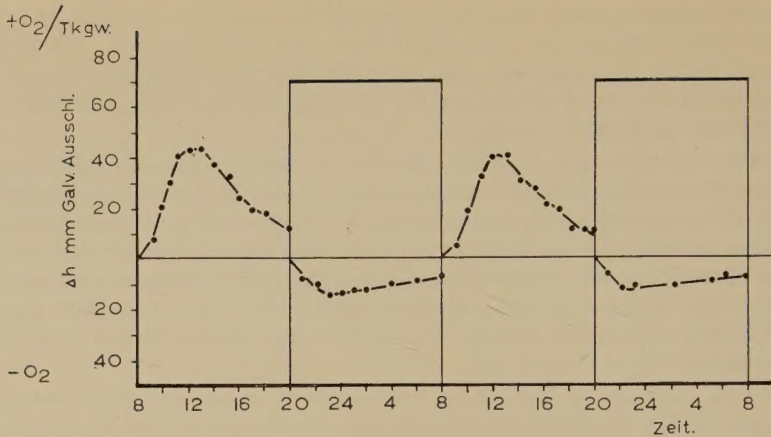


Abb. 2. Verlauf von Photosynthese und Atmung im 12stündigen Wechsel von Licht und Dunkelheit. Dunkelzeiten schwarz umrandet. Beleuchtungsstärke 1000 Lux, Galvanometerempfindlichkeit 1/10. Trockengewichtsbestimmung, Wechsel der Versuchslösung und des Algenmaterials alle 3 Stunden, zur Atmungsmessung alle 6 Stunden.

Der Verlauf der Atmung innerhalb der 12stündigen Dunkelperiode weist eine ähnliche Schwankung auf. Sie erreicht nach ebenfalls 4 Stunden ihren Höchstwert, um dann in den restlichen 8 Dunkelstunden allmählich abzusinken (Abb. 2, schwarz umrandete Felder).

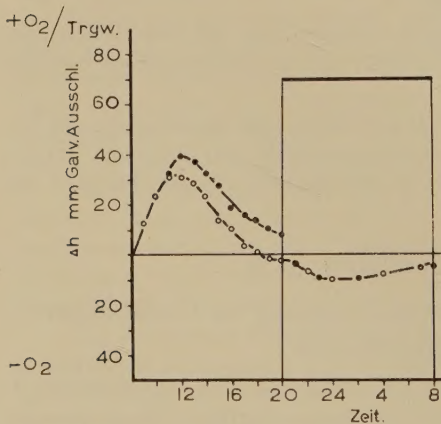


Abb. 3. Photosynthese- und Atmungsverlauf in erneuerter und nicht erneuerter Versuchslösung. —●—●— Lösung alle 3 Stunden gewechselt. —○—○— Lösung während des Versuches nicht erneuert. 1000 Lux. Galv. Empf. 1/10.

Wechselt man während eines Photosyntheseversuches nicht die Versuchslösung, so erhält man zwar eine ähnlich verlaufende Kurve des Tagesganges, aber durch die bald auftretende Verarmung an verfügbarem Kohlendioxyd ist die Photosynthese im ganzen herabgesetzt; nach 8 bis 10 Stunden wird das Gaswechselgleichgewicht zwischen Atmung und Photosynthese nicht mehr erreicht (Abb. 3, nicht ausgefüllte Meßpunkte). Die Stoffwechselperiodik verhindert in diesem Falle, daß die Atmungskohlensäure völlig reassimiliert wird.

Im Atmungsversuch genügt es, die Versuchslösung alle 6 Stunden zu wechseln. Da die Netze im Dunkeln kaum wachsen, kommt man auch mit zwei Trockengewichtsbestimmungen pro Periode aus. Aus Abb. 3 (umrandetes Feld) ist ersichtlich, daß die Atmung durch den Lösungswechsel (ausgefüllte Meßpunkte) nicht verändert wird.

2. Verlauf von Photosynthese und Atmung beim Übergang zu konstanten Bedingungen (Dauerlicht — Dauerdunkel)

Bei der Notwendigkeit einer periodischen Folge von normalerweise je 12 Licht- und Dunkelstunden für die Entwicklung des Wassernetzes könnte man annehmen, daß in den Zellen ein 12stündiger Stoffwechselrhythmus fixiert ist. Die ersten Versuche (Abb. 2) zeigten tatsächlich, daß sowohl die Photosynthese als auch die Atmung während eines Tagesganges regelmäßig schwanken. Würde eine solche Rhythmik endogen den Stoffwechsel beherrschen, so sollten Photosynthese und Atmung auch bei konstanten Bedingungen ähnlichen Schwankungen unterworfen sein, wie im regelmäßigen Wechsel von Licht und Dunkelheit. Um dies zu prüfen, wurde zunächst die Photosynthese nach Übergang von Wechsel- zu Dauerlicht über 3½ Tage hindurch verfolgt. Aus Abb. 4 geht hervor, daß auch bei solcher Dauerbelichtung die Photosyntheseleistung keinen gleichmäßigen Gang annimmt, sondern auch in den der ehemaligen Lichtperiode entsprechenden Zeiten Maximalwerte erreicht; jedoch werden diese mit der Zeit immer geringer und verschieben sich etwas in Richtung auf die Nachmittagsstunden. Die gesamte Tagesleistung wird im Dauerlicht immer geringer; nach 60—70 Stunden Dauerlicht ist schließlich das Gaswechselgleichgewicht zwischen Photosynthese und Atmung erreicht und der Kompensationspunkt wird unter-

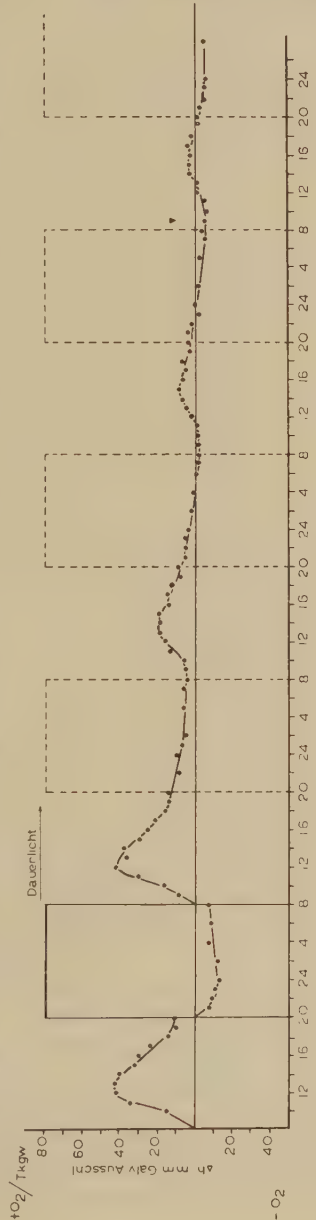


Abb. 4. Photosyntheseverlauf nach 12stündigem Licht/Dunkelwechsel im Dauerlicht. Schwarz umrandetes Feld: letzte normale Dunkelperiode, Zeiten, die einer früheren Dunkelperiode entsprechen, gestrichelt umrandet. Trockengewichtsbestimmung und Wechsel der Versuchslösung alle 3 Stunden. ▲: beginnende Dauerlichtschäden. 1000 Lux. Galv. Empf. 1/10.

schritten. Um die gleiche Zeit treten in den Zellen typische Dauerlichtschäden auf. Aus diesem Grunde lassen sich solche Versuche nicht beliebig lange ausdehnen. Ob das Auftreten von Dauerlichtschäden (Zellverformungen, Abbau des Chloroplasten) mit der Unterschreitung des Kompensationspunktes unmittelbar verknüpft ist, muß vorerst offenbleiben.

Im folgenden Versuch wurde geprüft, ob die im normalen Licht/Dunkelwechsel beobachteten Schwankungen der Dunkelatmung auch bei Dauerverdunkelung zu den entsprechenden Zeiten wieder auftreten.

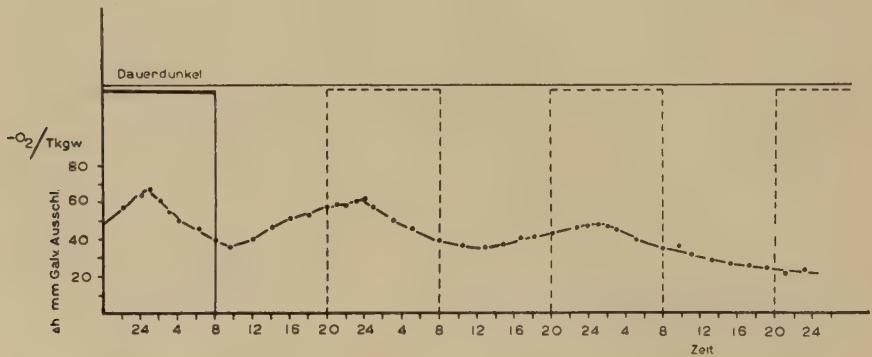


Abb. 5. Verlauf der Dunkelatmung nach 12stündigem Licht/Dunkelwechsel bei Dauerverdunkelung. Letzte normale Dunkelperiode schwarz, Zeiten, die einer früheren Dunkelperiode entsprechen, gestrichelt umrandet. Trockengewichtsbestimmung und Wechsel der Versuchslösung alle 6 Stunden. Galv. Empf. 1/2.

Um von ihrem Verlauf ein genaues Bild zu erhalten, wurde in diesem (und allen anderen Dauerdunkelversuchen) der Sauerstoffverbrauch bei der Galvanometerempfindlichkeit 1/2 gemessen und die Ergebnisse bei dieser erhöhten Empfindlichkeit wiedergegeben.

Man erkennt in Abb. 5, daß auch während der Dauerverdunkelung annähernd zum gleichen Zeitpunkt an dem in der Dunkelperiode der Wechselbeleuchtung das Maximum gelegen war, wieder Aktivitätssteigerungen auftreten. Der Wiederanstieg ist freilich nur noch in der zweiten Nachschwingungsperiode deutlich ausgeprägt; danach strebt die Atmung einem niedrigen Endwert zu.

Von besonderem Interesse ist, daß der Atmungsverlauf um die Mittagszeit (ehemalige Lichtperiode mit Photosynthesemaximum) seinen Tiefstwert erreicht. In dieser Zeit ist auffälligerweise die verbleibende Wachstumsleistung der verdunkelten Netze maximal (PIRSON und DÖRING 1952).

### 3. Einfluß verschieden langer Dunkelzeiten auf den Photosyntheseverlauf

Nach HARDER (1931) kommt der einer Lichtzeit vorausgehenden Verdunkelung als „Erholungspause“ für den Photosyntheseapparat besondere Bedeutung zu. Es wurde auch für unser Versuchsobjekt geprüft, welchen Einfluß die Länge der Dunkelperiode auf den Gang der Photosynthese in der anschließenden Lichtzeit nimmt.

Im ersten Versuch wurde die bisher übliche Dunkelzeit verkürzt. Gleichartiges Algenmaterial wurde nach einer normalen 12stündigen

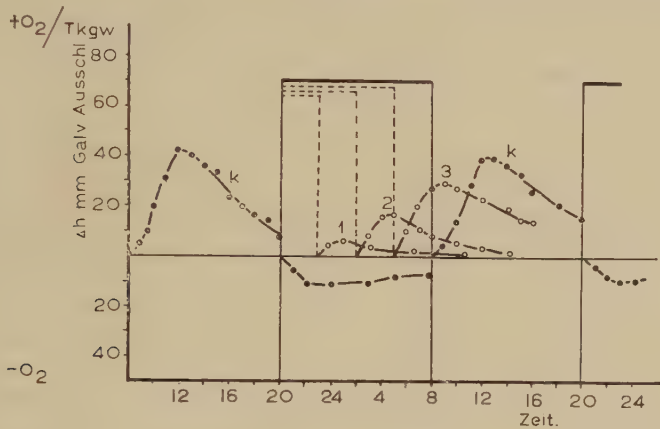


Abb. 6. Photosyntheseverlauf in 12 Stunden nach verschieden langen Dunkelpausen. K: Kontrollversuch, 12 Stunden verdunkelt, 1: 3 Stunden, 2: 6 Stunden, 3: 9 Stunden verdunkelt. 12stündige Dunkelzeit schwarz umrandet, kürzere gestrichelt. 1000 Lux. Galv. Empf. 1/10.

Lichtperiode 3, 6, 9 und 12 Stunden lang verdunkelt und nach Wiederbelichtung der Photosyntheseverlauf vermessen. Das Ergebnis veranschaulicht Abb. 6. Nur diejenigen Netze, die wie unter den Kulturbedingungen nach einer 12stündigen Lichtzeit auch 12 Stunden verdunkelt waren, erreichten in der darauf folgenden Lichtperiode die gleiche Photosyntheseleistung wie am Vortag (Abb. 6, k).

Je kürzer die zwischen den beiden Lichtzeiten eingeschaltete Dunkelpause war, um so niedriger lag auch das erreichte Photosynthesemaximum.

Nach 3 Dunkelstunden ist es nur gering ausgeprägt (1 in Abb. 6). Nach 6stündiger Verdunkelung erreicht die Photosynthese nur die Hälfte des Vortages (2), nach 9 Stunden etwa Dreiviertel (3), und erst nach 12 Dunkelstunden ist die normale Leistung wieder möglich (Kontrollversuch K). Alle vier Kurvenzüge zeigen jedoch trotz der quantitativen Leistungsunterschiede nach Einsetzen der Belichtung deutliche Maxima; insofern

wurde der typische Verlauf der Photosynthese durch Verkürzung der Dunkelzeit nicht beeinflußt.

In den folgenden Versuchen wurde umgekehrt die Dunkelperiode über 12 Stunden hinaus verlängert. Im Anschluß an eine normale Dunkelperiode wurde zunächst 12 Stunden weiter verdunkelt und dann der übliche 12stündige Beleuchtungswechsel fortgesetzt (Abb. 7).

Die Photosyntheseleistung ist danach im ganzen ein wenig erhöht, und ihr Maximum liegt in der ersten Lichtperiode etwa 6 Stunden nach Beginn der Wiederbelichtung, also etwa 2 Stunden später als im regelmäßigen 12-Stundenwechsel. Aber schon in der zweiten Lichtzeit ist die Leistung wieder normal, und das Maximum hat sich in die erste Hälfte der Lichtperiode zurückverschoben. Bemerkenswert ist aber

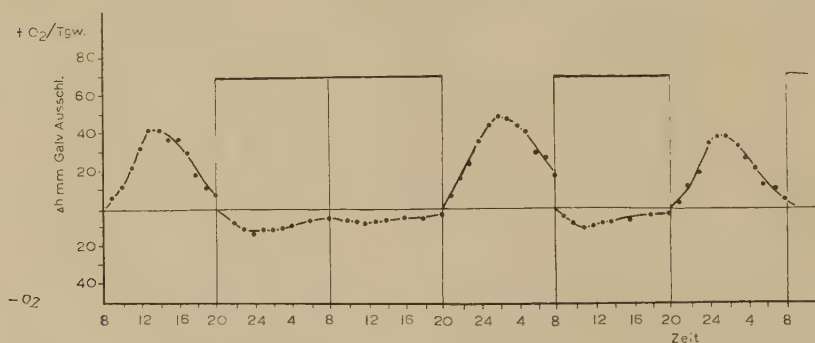


Abb. 7. Photosyntheseverlauf nach Verdoppelung der Dunkelzeit. Dunkelzeiten schwarz umrandet. 1000 Lux. Galv. Empf. 1/10.

auch, daß sich bei 12stündiger Verschiebung der Beleuchtungsphase die Photosynthese ohne Störung in die Nachtstunden, die Atmung ebenso in die Tagesstunden verlegen läßt.

Weiterhin wurde die Verdunkelung auf insgesamt 57 Stunden ausgedehnt und mit der Wiederbelichtung außerhalb der üblichen Tagesaufteilung um 17 Uhr nachmittags begonnen (Abb. 8). Es zeigt sich, daß nach einsetzender Belichtung die Photosynthese auch am Nachmittag deutlich über längere Zeit ansteigt; der Leistungsgipfel wird erst 10 Stunden nach Belichtungsbeginn erreicht, ist also ganz an das Ende der Lichtzeit verschoben. Während der zweiten Lichtperiode verschiebt sich das Leistungsmaximum in die Mitte zurück, und schon in der dritten Lichtperiode liegt es wieder an deren Anfang, rund 5 Stunden nach Belichtungsbeginn. Die Gesamtleistung ist in der ersten Lichtperiode erhöht und sinkt während der anderen beiden Belichtungszeiten auf den normalen Wert zurück.

Ähnlich wie die Photosynthese verhält sich die Atmung. Am Ende der Dauerverdunkelung ist ihr Verlauf durchaus gleichförmig. Schon nach der ersten Periode der wiederinsetzenden Beleuchtung stellt sich am Ende der neuen Dunkelzeit wieder ein Intensitätsmaximum ein, das sich während der zweiten und dritten Dunkelperiode an deren Anfang zurückverlagert.

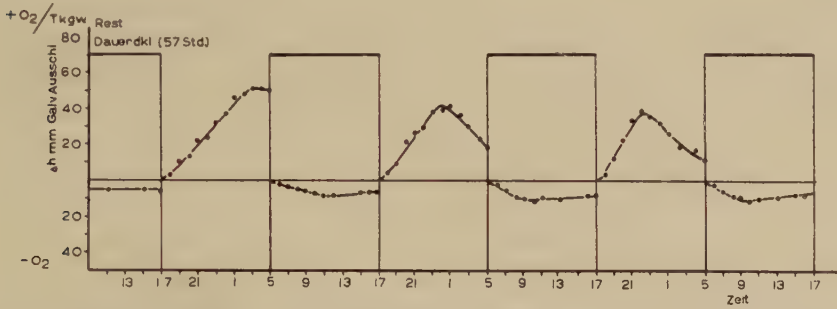


Abb. 8. Photosyntheseverlauf im Wechsellicht nach 57 Stunden Dauerverdunkelung. Beginn mit der periodischen Wiederbelichtung (12:12) um 17 Uhr nachmittags. Dunkelzeiten schwarz umrandet. Linkes Feld: Atmung in den letzten Stunden der Dauerverdunkelung. 1000 Lux. Galv. Empf. 1/10.

Bemerkenswert ist an diesem Versuch ebenfalls, daß sich die Perioden von Photosynthese und Atmung nach Dauerverdunkelung durch Verschiebung des Beleuchtungswechsels in eine Tageszeit verlegen lassen, die ganz außerhalb der natürlichen 12stündigen Tagesperiodik liegt.

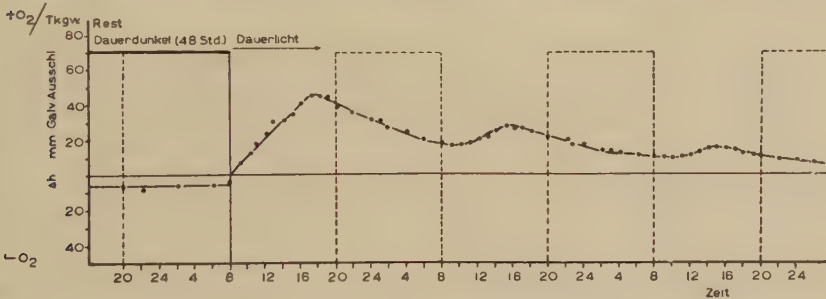


Abb. 9. Photosyntheseverlauf im Dauerlicht nach 48stündiger Dauerverdunkelung. Zeiten, die der ursprünglichen Dunkelperiode entsprechen, gestrichelt umrandet. Linkes Feld: Atmung in den letzten 10 Dunkelstunden. 1000 Lux. Galv. Empf. 1/10.

Bringt man die Algen nach 48 Stunden Dauerverdunkelung in Dauerlicht (Abb. 9), so erreicht die Photosynthese 10 Stunden nach der Wiederbelichtung wiederum ein Leistungsmaximum. Im weiteren Verlauf sinkt sie ab, reagiert aber an den einer normalen Lichtperiode ent-

sprechenden Stellen wieder mit einem Leistungsschub. Die Periode des „Nachschwingens“ der Photosynthese im Dauerlicht wird also durch eine längere Vorverdunkelung nicht beeinflusst. Die Lage der Maxima wird kaum verändert; die Gesamtleistung ist gegenüber Algen, die einer normalen 12stündigen Vorverdunkelung unterworfen waren, etwas gesteigert.

Nebenbei sei darauf hingewiesen, daß in diesem Falle auch die sonst bei Dauerlicht auftretenden Schäden ausblieben und auch das Gasgleichgewicht zwischen Photosynthese und Atmung nach 60 Stunden noch nicht erreicht war.

#### 4. Verhalten von Photosynthese und Atmung bei verändertem C-Angebot

##### a) Durch Erhöhung der $\text{CO}_2$ -Konzentration

Der in Abb. 6 wiedergegebene Versuch veranschaulicht, wie durch 3stündiges Wechseln der Versuchslösung die Photosynthese erhöht wird. Diese Förderung tritt besonders im Bereich des Abfalls während der Nachmittagsstunden hervor. Die Photosynthese ist bei Netzen in gewechselter Nährlösung in der Mitte der Belichtungszeit um 25 %, am Ende um mehr als 100 % gegenüber solchen Netzproben gefördert, bei denen die Versuchslösung nicht erneuert wurde. Die Vermutung lag daher nahe, daß auch bei gewechselter Lösung während des Nachmittagsabfalls die verfügbare Kohlenstoffquelle noch den begrenzenden Faktor bildet.

Die von uns verwendete Versuchslösung ist durch ihren Gehalt an Phosphat und Bikarbonat leicht gepuffert und besitzt einen pH-Wert von 6,9. In diesem Bereich liegt das der Lösung zugegebene Karbonat (34,5 mg/l) zu 25 % als  $\text{CO}_2$  und zu 75 % als  $\text{HCO}_3'$  vor. Den Zellen werden also  $\text{CO}_2$  und  $\text{HCO}_3'$  als Kohlenstoffquelle angeboten. Es war daher zu prüfen, ob und in welchem Maße  $\text{HCO}_3'$  und  $\text{CO}_2$  als zusätzliche Kohlenstoffquellen die Photosynthese zu steigern vermögen.

Im ersten Versuch wurde das Algenmaterial zu verschiedenen Zeiten innerhalb einer normalen 12stündigen Belichtungszeit (um 10, 13 und 16 Uhr) in Versuchslösung überführt, die außer den üblichen Nährsalzen 0,05 %  $\text{KHCO}_3$  enthielt und die Sauerstoffproduktion bestimmt. (Höhere Konzentrationen wurden nicht ohne Schädigung vertragen.) Das zugesetzte Bikarbonat bewirkt einerseits eine Erhöhung des pH-Wertes auf 7,0, andererseits wird auch die Konzentration des freien Kohlendioxys geringfügig erhöht, denn auch beim Neutralpunkt spaltet Bikarbonat noch eine geringe Menge  $\text{CO}_2$  ab.

Durch Zugabe von Bikarbonat wurde jedoch zu keiner Zeit der Lichtperiode eine Steigerung der Photosynthese erzielt (Abb. 10). *Hydrodictyon* gehört also offenbar zu den Grünalgen, die Bikarbonat als Kohlenstoffquelle zur Photosynthese nicht verwenden können. Ähnlich soll sich *Chlorella pyrenoidosa* verhalten (ÖSTERLIND 1950; WARBURG, GELEICK und BRIESE 1952). Auch im Kulturversuch wurde durch Bikarbonatgaben keine Wachstumssteigerung erzielt.

Im nächsten Versuch wurde die Konzentration des gelösten  $\text{CO}_2$  durch Durchperlen eines 5-Vol.-%igen  $\text{CO}_2$ /Luftgemisches erhöht und danach wie im vorigen Versuch um 10, 13 und 16 Uhr entsprechende Netzproben in diese Versuchslösung mit angereichertem  $\text{CO}_2$  überführt

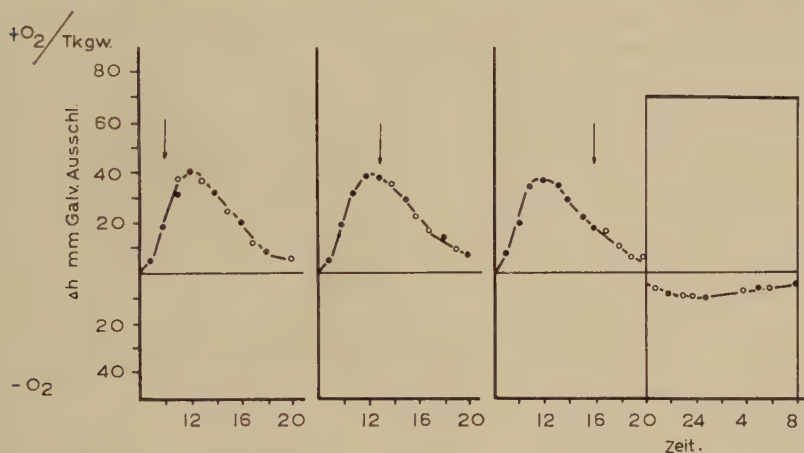


Abb. 10. Photosynthese bei Zusatz von Bikarbonat. Pfeile geben die Zeiten an, zu welchen das Versuchsmaterial in die mit  $\text{KHCO}_3$  versetzte Lösung übertragen wurde. —○—○— Photosynthese der Versuchsnetze; —●—●— Photosynthese des Kontrollmaterials in normaler Versuchslösung. 1000 Lux. Galv. Empf. 1/10.

und die Sauerstoffproduktion gemessen. Hier tritt in allen Phasen der Lichtperiode eine Steigerung der Photosynthese auf (Abb. 11). Netze, die um 10 Uhr in diese Lösung überführt wurden, zeigen sofort einen steilen Anstieg der Photosynthese; das Mittagsmaximum wird um fast 30% überschritten. Die erhöhte Photosyntheseleistung wird auch während des Abfalls in den Nachmittagsstunden beibehalten (Abb. 11, linke Kurve). Wird das Material zur Zeit der höchsten Photosyntheseleistung zusätzlich mit  $\text{CO}_2$  versorgt, so wird die Photosyntheseleistung nur während des Nachmittagsabfalles verbessert (Abb. 11, mittlere Kurve). Nach 16 Uhr wurde die Photosynthese durch zusätzliches  $\text{CO}_2$  nur noch geringfügig erhöht (Abb. 11, rechte Kurve). Bietet man den Netzen mit beginnender Lichtzeit gleichzeitig zusätzliches  $\text{CO}_2$  an, so ist während des

gesamten Tagesverlaufes die Photosynthese zwar erhöht, der Tagesgang aber qualitativ nicht verändert. Der nächste Versuch zeigt diesen Sachverhalt noch klarer.

Es wurde an vollständig gleichem Ausgangsmaterial der Photosyntheseverlauf während Dauerbelichtung in normaler (Abb. 12, nicht ausgefüllte Meßpunkte) und in Versuchslösung mit erhöhter  $\text{CO}_2$ -Konzentration bestimmt (Abb. 12, ausgefüllte Meßpunkte). In beiden Fällen wurden die Versuchslösungen alle 3 Stunden erneuert. Durch die erhöhte  $\text{CO}_2$ -Konzentration ist die Photosynthese auch im Dauerlicht erhöht, aber das Nachschwingen der Maxima tritt unter beiden Bedingungen zu

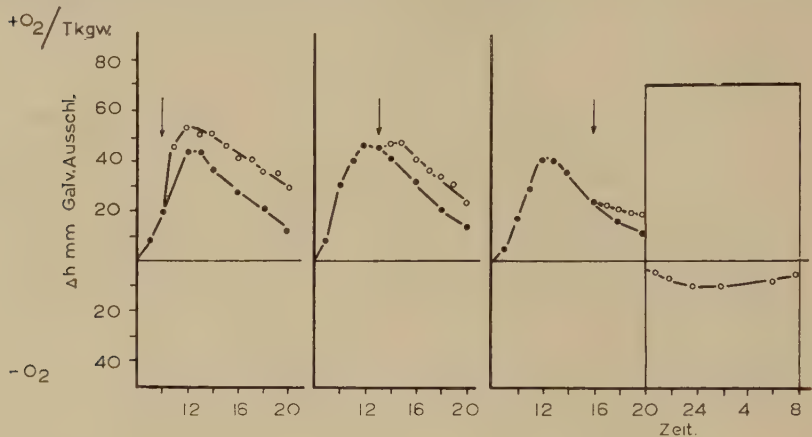


Abb. 11. Erhöhung der Photosynthese durch  $\text{CO}_2$ -Gaben zu verschiedenen Zeiten der Lichtperiode. Pfeile geben die Zeit an, zu welcher das Versuchsmaterial in  $\text{CO}_2$ -reiche Lösung überführt wurde.  $-\bigcirc-\bigcirc-$  veränderter Photosyntheseverlauf;  $-\bullet-\bullet-$  Kontrollversuch. 1000 Lux. Galv. Empf. 1/10.

den gleichen Zeiten periodengerecht wieder auf. Der Kompensationspunkt wurde im Versuch mit zusätzlichem  $\text{CO}_2$  nicht unterschritten; Dauerlichtschäden wurden in diesem Falle an den Zellen erst 25 Stunden später beobachtet als am Versuchsmaterial, das nicht zusätzlich mit  $\text{CO}_2$  versorgt wurde.

Algenmaterial, das während der Anzucht zusätzlich mit 5%  $\text{CO}_2$  versorgt wurde, zeigt ein bis zu 75% gesteigertes Wachstum gegenüber solchen Netzen, die in gewöhnlicher Nährlösung unter sonst gleichen Bedingungen heranwuchsen.

#### b) Verhalten der Photosynthese und Atmung nach Glukosezufuhr

Bei allen bisherigen Versuchsanstellungen steigt die Photosynthese nach einsetzender Belichtung an, erreicht je nach der Vorbehandlung nach einer gewissen Zeit ein Maximum und fällt in der restlichen Lichtzeit wieder ab.

Der Photosyntheseabfall könnte nach KOSTYTSCHEW und Mitarb. dadurch bedingt sein, daß in den ersten Lichtstunden Assimilate anfallen, die den Photosynthesemechanismus im steigenden Maße blockieren. Trifft diese Annahme zu und wird Glukose als Assimilat angenommen, so müßte auch eine Zufuhr von Glukose den Verlauf der Photosynthese in den ersten Belichtungsstunden hemmend beeinflussen.

Um diese Frage zu überprüfen, wurde die Versuchslösung mit einem Zusatz von 0,01% Glukose versehen; bei dieser Konzentration tritt auch bei mehrtägiger Versuchsdauer keine Schädigung der Netze ein. Um während des Versuchs eine gleichmäßige Versorgung der Netzproben mit Glukose zu sichern, wurde im Licht und im Dunkeln die Lösung alle 3 Stunden gewechselt. Dadurch wurde gleichzeitig der Gefahr einer Bakterienanhäufung begegnet.

Im normalen Licht/Dunkelwechsel, wie auch im Dauerlicht, wird der Photosyntheseverlauf durch Glukose nicht beeinflußt (Abb. 13). Dies spricht dagegen, daß der Abfall der Photosynthese eine einfache Folge der Anhäufung löslichen Kohlenhydrats ist.

Daß die zugesetzte Glukose von den Zellen aufgenommen und in den Stoffwechsel einbezogen wird, beweist die gegenüber der Normalatmung um das Vierfache erhöhte Glukoseatmung. Auffällig ist, daß die Atmung nach Verdunkelung bis zur Erreichung ihres Maximalwertes mehrere (4–8) Stunden benötigt.

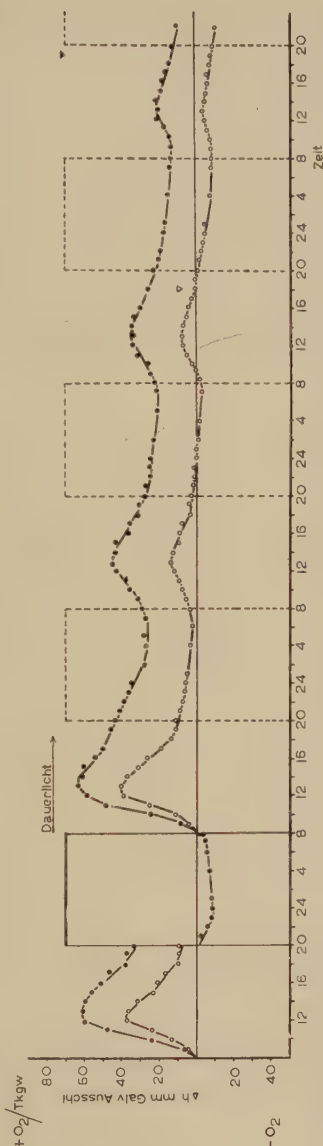


Abb. 12. Photosyntheseverlauf im Dauerlicht bei zusätzlicher CO<sub>2</sub>-Versorgung. —●—●— Material zusätzlich mit CO<sub>2</sub> versorgt; —○—○— Kontrollversuch in normaler Versuchslösung. Zeiten, die einer normalen Dunkelphase entsprechen müßten, gestrichelt umrandet. Links letzter 12stündiger Licht/Dunkelwechsel. ▼ und ∇: beginnende Dauerlichtschäden. 1000 Lux. Galv. Empt. 1/10.

Beim Übergang von Wechsellicht zu Dauerverdunkelung verläuft die Glukoseatmung nach mehrstündigem Anstieg ohne weitere periodischen Schwankungen auf dem erhöhten Niveau weiter und erleidet lediglich einen leichten kontinuierlichen Abfall (Abb. 14).

Die im Parallelversuch vermessene Atmung ohne Glukosezusatz zeigt dagegen die bekannten periodengerechten Schübe.

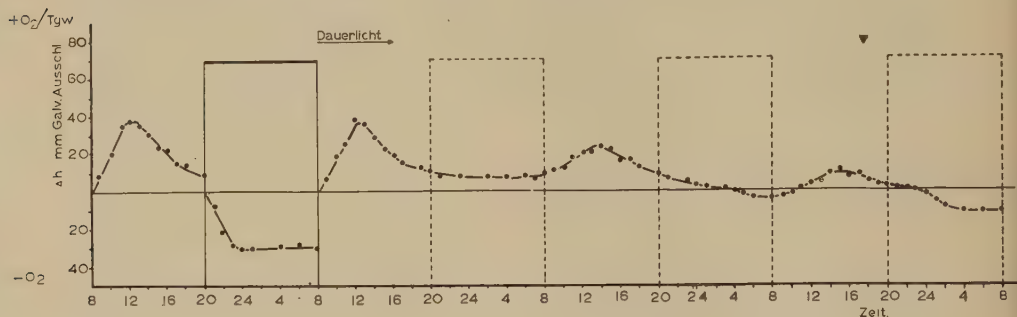


Abb. 13. Photosyntheseverlauf nach Glukosegaben im Wechsel- und Dauerlicht. Letzte Dunkelperiode schwarz, einer Dunkelpause entsprechende Zeiten gestrichelt umrandet. In der letzten Dunkelzeit ist der Verlauf der Glukoseatmung wiedergegeben. ▼: beginnende Dauerlichtschäden. 1000 Lux. Galv. Empf. 1/10.

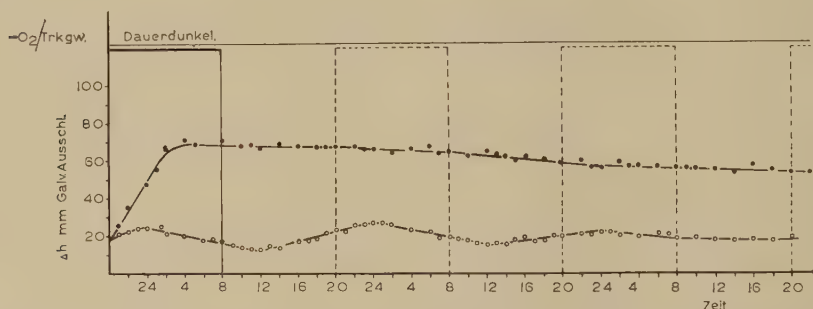


Abb. 14. Verlauf von Normal- und Glukoseatmung während längerer Verdunkelung. Letzte Dunkelperiode schwarz, einer Dunkelpause entsprechende Zeiten gestrichelt umrandet. —○—○— Normalatmung; —●—●— Glukoseatmung. Galv. Empf. 1/4.

### c) Verhalten der Photosynthese bei Entzug des freien $\text{CO}_2$

Die bisher beschriebenen Versuche haben gezeigt, daß der Tagesgang der Photosynthese durch verschieden lange Dunkelzeiten und durch erhöhtes Angebot von freiem  $\text{CO}_2$  nur quantitativ beeinflussbar ist und sich nach Erhöhung der Glukosegaben überhaupt nicht verändert. Es war weiterhin zu prüfen, ob die periodischen Schwankungen der Photosynthese im Dauerlicht bei hinreichender Versorgung mit  $\text{CO}_2$  unter-

bleiben, wenn man im vorausgehenden Licht/Dunkelwechsel  $\text{CO}_2$  entzogen und dadurch die Photosynthese blockiert war.

In einem ersten Versuch hierzu (Abb. 15) wurde 48 Stunden vor Versuchsbeginn während des 12stündigen Licht/Dunkelwechsels dem Versuchsmaterial durch Überführung in  $\text{CO}_2$ -freie Lösung (erhitzt und unter Durchperlen eines  $\text{CO}_2$ -freien  $\text{N}_2/\text{O}_2$ -Gemisches abgekühlt) die Möglichkeit zur Photosynthese weitgehend genommen. Lediglich in den ersten Lichtstunden wird eine geringe Sauerstoffproduktion beobachtet, wenn, wie im Versuch zur Abb. 15 ersichtlich, eine Dunkelphase vorausging. Die während der Dunkelzeit in den Zellen angesammelte Atmungskohlensäure steht dann kurzfristig im Licht für einen geringen Photosyntheseauschlag in  $\text{CO}_2$ -freier Lösung zur Verfügung. Die Atmung verläuft während der Dunkelstunden unbeeinflusst. Nach dem 48stündigen

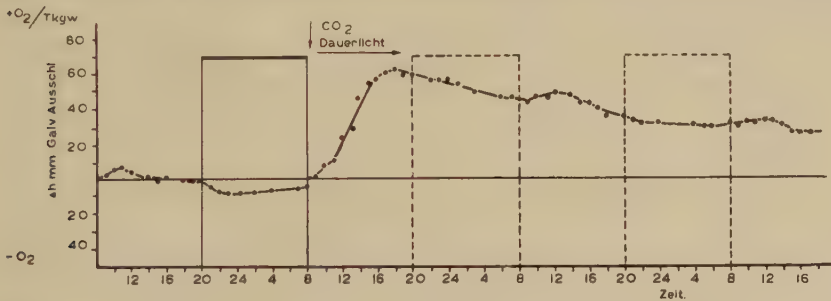


Abb. 15. Photosyntheseverlauf bei Entzug des  $\text{CO}_2$  im vorausgehenden Licht/Dunkelwechsel und nach Wiederversorgung mit  $\text{CO}_2$  im Dauerlicht. Pfeil gibt die Zeiten der Wiederversorgung mit  $\text{CO}_2$  an. Letzte Dunkelperiode schwarz, einer Dunkelpause entsprechende Zeiten gestrichelt umrandet. 1000 Lux. Galv. Empf. 1/10.

Entzug des  $\text{CO}_2$  wurden die Netzproben ins Dauerlicht und gleichzeitig damit in  $\text{CO}_2$ -haltige Versuchslösung gebracht. Die Photosynthese steigt steil an, erreicht aber erst nach 8–9 Stunden, also verspätet, ihren Höchstwert; dann fällt sie allmählich ab. Der leichte Abfall hält auch während der folgenden 12 Stunden einer „ehemaligen Dunkelzeit“ an; danach folgt periodengerecht ein Leistungsschub, der aber wesentlich geringer ausgeprägt ist als ein periodischer Leistungsanstieg im Dauerlicht ohne vorherige Sistierung der Photosynthese. Im weiteren Verlauf des Dauerlichts scheint sich die Photosynthese einem Endwert zu nähern; jedoch macht sich noch einmal ein geringer Anstieg in der nächsten „ehemaligen Lichtzeit“ bemerkbar (Abb. 15).

Infolge der Hemmung der Photosynthese im vorausgegangenen Licht/Dunkelwechsel ist also das periodische Nachschwingen der Photosynthese quantitativ stark beeinträchtigt, wenn auch noch deutlich nach-



beschriebene Veränderlichkeit der Periodik bzw. ihre Beseitigung anzeigt, daß Außenfaktoren die Ausbildung der Stoffwechselperioden stark beeinflussen, so reichen die Erfahrungen doch nicht aus, um die Beteiligung einer endogenen Rhythmik auszuschließen. Von einer solchen wäre zu fordern, daß sich der Grundrhythmus auch nach einem vollkommen veränderten Wechsel von Licht- und Dunkelzeiten im anschließenden Dauerlicht bzw. während Dauerverdunkelung wieder zu erkennen gibt.

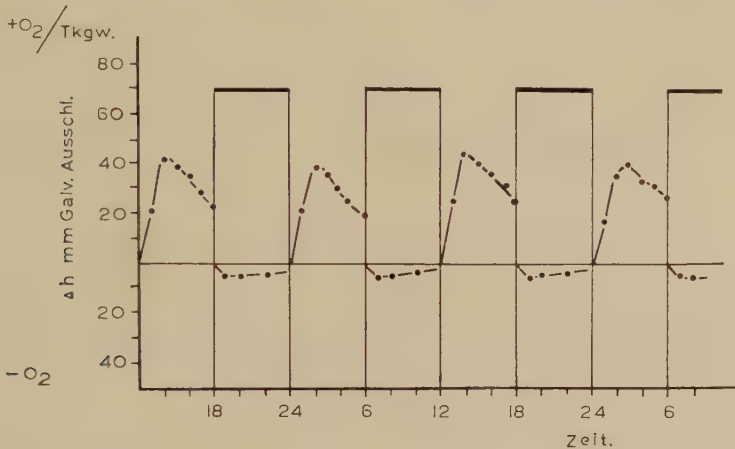


Abb. 17. Verlauf von Photosynthese und Atmung im 6stündigen Wechsel von Licht und Dunkelheit. Dunkelpausen schwarz umrandet. 1000 Lux. Galv. Empf. 1/10.

In den anschließenden Versuchen wurde daher der Photosynthese- und Atmungsverlauf bei drei Beleuchtungsrhythmen untersucht:

- 6 Stunden Licht und 6 Stunden Dunkelheit
- 24 Stunden Licht und 24 Stunden Dunkelheit
- 10½ Stunden Licht und 7 Stunden Dunkelheit.

Die Umstellung auf den 6stündigen Beleuchtungswechsel erfolgt ohne Schwierigkeit. Die Alge wurde in der Kulturanlage 10 Tage an diese Periodik adaptiert und anschließend die Photosynthese und Atmung verfolgt. In Abb. 17 ist ihr Verlauf im Licht/Dunkelwechsel wiedergegeben. Photosynthese und Atmung weisen wiederum ausgeprägte Maxima auf, die wie in den bisherigen Versuchen ebenfalls am Ende der ersten Hälfte der Licht- bzw. der Dunkelperiode liegen. Der typische Tagesverlauf erscheint in diesem Falle auf jeweils 6 Licht- bzw. 6 Dunkelstunden zusammengedrängt. Demgemäß ist auch die Phase des Photosyntheseanstiegs und des Abfalls mitverkürzt. Dadurch verlaufen diese beiden charakteristischen Phasen im 6stündigen Tagesgang viel steiler als bei 12stündiger Belichtungsdauer.

Im Dauerlicht schwingt die maximale Photosyntheseleistung während drei den ehemaligen Lichtperioden entsprechenden Zeiten deutlich in der angestoßenen 6-Stundenfrequenz nach. Die Gesamtphotosyntheseleistung nähert sich nach 55 Stunden dem Gaswechselgleichgewicht zwischen Photosynthese und Atmung. Eine Rückkehr zu einem Grundrhythmus wurde nie beobachtet (Abb. 18).

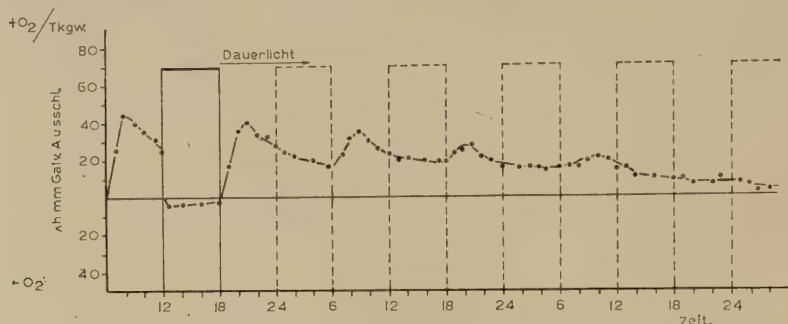


Abb. 18. Verlauf der Photosynthese im Dauerlicht nach 6stündigem Wechsel von Licht und Dunkelheit. Letzte Dunkelperiode schwarz, Zeiten, die einer Dunkelpause entsprechen, gestrichelt umrandet. Links im Diagramm ist der Photosynthese- und Atmungsverlauf im letzten Wechsel von Licht und Dunkelheit wiedergegeben. 1000 Lux. Galv. Empf. 1/10.

Die Atmung weist bei dieser Wechselbeleuchtung gleichfalls in der ersten Hälfte der Dunkelpause ein Maximum ihrer Intensität auf, das aber nicht so gut ausgeprägt ist wie im 12stündigen Beleuchtungswechsel.

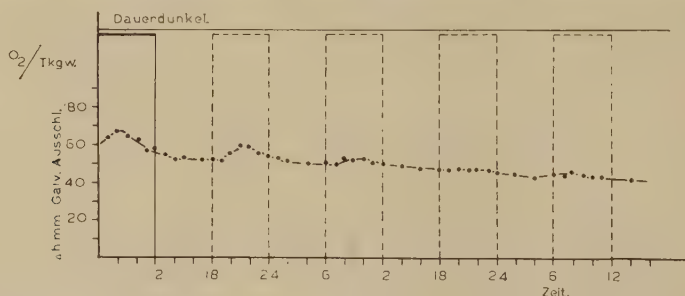


Abb. 19. Atmungsverlauf bei Dauerverdunkelung nach 6stündigem Wechsel von Licht und Dunkelheit. Letzte Dunkelperiode schwarz, einer Dunkelpause entsprechende Zeiten gestrichelt umrandet. Galv. Empf. 1/2.

Trotzdem beobachtet man während Dauerverdunkelung ein deutliches Nachschwingen in der angestoßenen 6-Stundenfrequenz zur Zeit zweier ehemaliger Dunkelpausen. Danach nähert sich die Atmung einem Endwert, der in der Versuchszeit nicht mehr merklich verändert wird (Abb. 19).

Photosynthese und Atmung passen sich auch den Außenbedingungen an, wenn man die Belichtungs- und Dunkelzeit auf 24 Stunden aus-

dehnt. Auch zu diesem Versuch wurde die Alge zuvor 10 Tage in der Kulturanlage an diesen neuen Beleuchtungswechsel adaptiert. Die Photosynthese erreicht im Versuch wieder am Ende der ersten Hälfte der Lichtperiode ein Maximum (etwa 12 Stunden nach einsetzender Belichtung), das sich im anschließenden Dauerlicht zweimal periodengerecht, also mit der induzierten Frequenz, wiederholt. Auch hier wurde eine Rückkehr zur

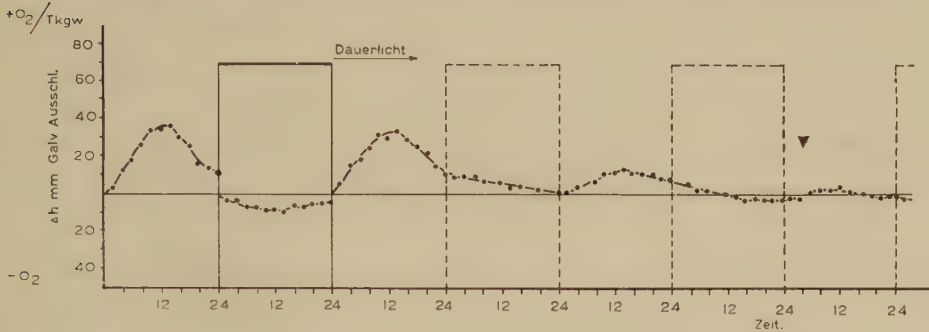


Abb. 20. Photosyntheseverlauf im 24stündigen Wechsel von Licht und Dunkelheit und anschließendem Dauerlicht. Dunkelperiode schwarz, einer Dunkelpause entsprechende Zeiten gestrichelt umrandet. ▼: beginnende Dauerlichtschäden. 1000 Lux. Galv. Empf. 1/10.

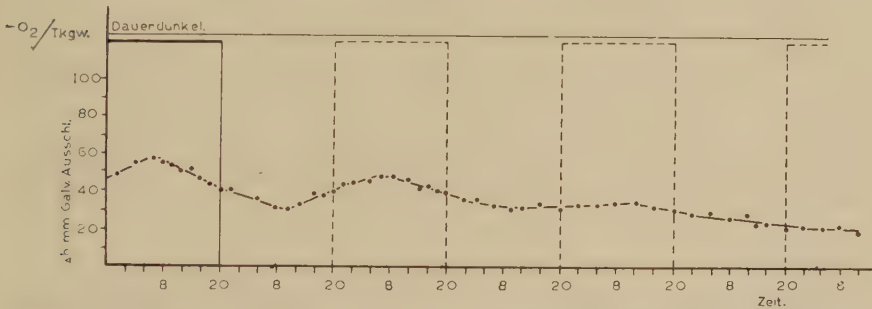


Abb. 21. Verlauf der Atmung nach 24stündigem Wechsel von Licht und Dunkelheit. Letzte Dunkelperiode schwarz, einer Dunkelpause entsprechende Zeiten gestrichelt umrandet. Galv. Empf. 1/2.

alten 12-Stundenperiodik nicht beobachtet. Die Zeit des Photosyntheseanstieges und die Phase des Abfalls sind in diesem Falle mitverlängert, so daß der Tagesgang einen flacheren Verlauf nimmt (Abb. 20).

Die Atmung steigt nach dem Abschalten des Lichtes 12 Stunden lang an und fällt dann in den restlichen Dunkelstunden allmählich wieder ab. Auch hier ist der Atmungsverlauf flacher als in einer 12stündigen Dunkelzeit. Bei anschließender Dauerverdunkelung erreicht die Atmung nur einen deutlichen Nachschwingungsgipfel, der in die Zeit einer ehe-

maligen Dunkelpause fällt; ein zweiter ist nur noch wenig markant ausgeprägt (Abb. 21).

Die beiden Beleuchtungsrhythmen 6:6 und 24:24 stellen zwar erhebliche Abweichungen von der natürlichen 12stündigen Licht/Dunkelfolge dar, sind aber andererseits nur eine Halbierung bzw. eine Verdoppelung der ursprünglichen Periodik, so daß man annehmen könnte, die leichte Umstellung sei durch dieses ganzzahlige Verhältnis bedingt. Es mußte daher untersucht werden, wie der Tagesverlauf von Photosynthese und Atmung sich bei einem vollkommen veränderten Beleuchtungswechsel verhält, der in keiner Beziehung zur natürlichen 12-Stunden-Periodik mehr steht. Wir wählten daher für die folgenden Versuche die Zeiten:  $10\frac{1}{2}$  Stunden Licht und 7 Stunden Dunkelheit und paßten das Algenmaterial 14 Tage lang diesem neuen Beleuchtungswechsel an.

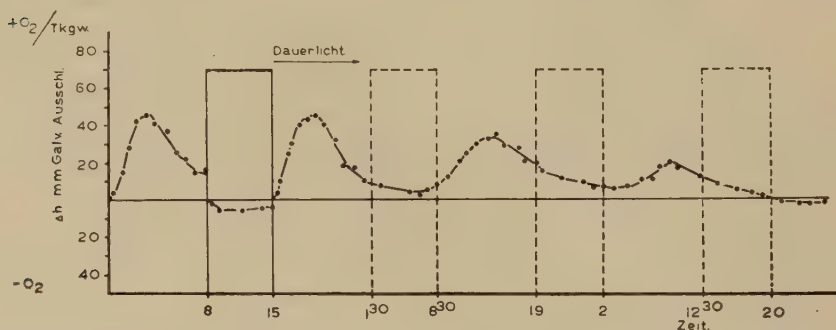


Abb. 22. Photosyntheseverlauf im Wechsel von  $10\frac{1}{2}$  Stunden Licht und 7 Stunden Dunkelheit und anschließendem Dauerlicht. Dunkelperiode schwarz, Zeiten, die einer Dunkelpause entsprechen, gestrichelt umrandet. 1000 Lux. Galv. Empf. 1/10.

In Abb. 22 ist der Photosyntheseverlauf während des Licht/Dunkelwechsels und im anschließenden Dauerlicht wiedergegeben. Der Versuch wurde um 21,30 Uhr begonnen, zu einer Zeit also, wo im normalen 12stündigen Licht/Dunkelwechsel die Photosynthese sehr gering wäre. Sie steigt aber nach einsetzender Belichtung sofort an und erreicht wiederum am Ende der ersten Hälfte der Lichtperiode ein Leistungsmaximum, danach fällt sie bis zum Beginn der Dunkelpause ab.

Im Dauerlicht schwingt die maximale Photosyntheseleistung zweimal in der angestoßenen  $10\frac{1}{2}$ -Stundenfrequenz deutlich nach; gleichzeitig verschieben sich die Maxima etwas an das Ende einer ehemaligen Lichtperiode. Nach rund 50 Stunden ist das Gaswechselgleichgewicht zwischen Photosynthese und Atmung erreicht. An keiner Stelle des Photosyntheseverlaufs läßt sich eine Rückkehr zu einem Grund-

rhythmus erkennen, der zu einer ehemaligen Tagesperiodizität Beziehung haben könnte.

Die Atmung durchläuft in der Dunkelperiode  $2\frac{1}{2}$  Stunden nach dem Abschalten des Lichtes ein Maximum. Bei Dauerverdunkelung wird

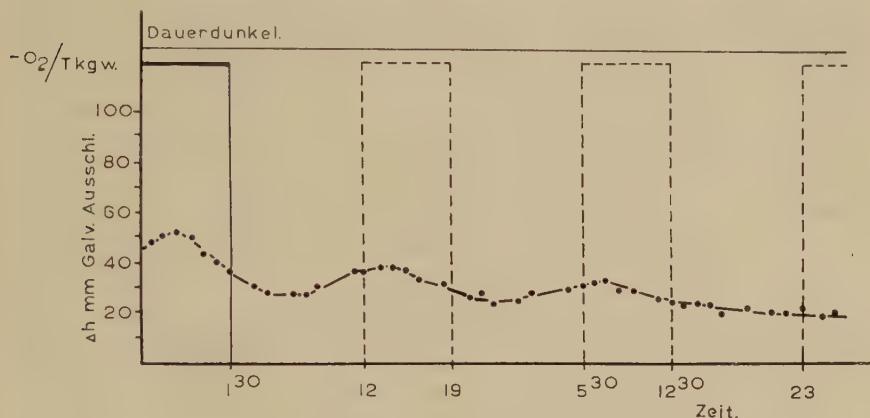


Abb. 23. Verlauf der Atmung bei Dauerverdunkelung nach dem Beleuchtungswechsel von  $10\frac{1}{2}$  Stunden Licht und 7 Stunden Dunkelheit. Letzte Dunkelperiode schwarz, einer Dunkelpause entsprechende Zeiten gestrichelt umrandet. Galv. Empf.  $1/2$ .

wieder nur das Nachschwingen der induzierten Frequenz deutlich. Die Nachschwingungen der Atmung sind zweimal zur Zeit einer ehemaligen 7stündigen Dunkelpause nachweisbar (Abb. 23).

### Diskussion

Die von uns bei *Hydrodictyon* nachgewiesenen periodischen Stoffwechselschwankungen müssen zunächst von manchen äußerlich ähnlichen Phänomenen abgegrenzt werden, die an anderen Objekten beobachtet worden sind. Tagesgänge der Photosynthese unter dem Einfluß des Wechsels natürlicher Umweltsbedingungen (zusammenfassend referiert bei RABINOWITCH 1951) sind sicherlich größtenteils anderer Herkunft und können daher außer Betracht bleiben. Auch unter konstanten Versuchsbedingungen vermessene Tagesverläufe, selbst wenn sie nicht mit Stagnationseffekten (GESSNER 1937) zu erklären sind, dürften meist auf andere Ursachen zurückzuführen sein. Am nächsten liegt ein Vergleich mit den bekannten von HARDER (1930, 1933) vor allem an *Fontinalis* vermessenen Photosynthesekurven. Hier handelte es sich jedoch in erster Linie um das Phänomen der Starklichtanpassung, dem wir nicht nachgegangen sind, zumal bei *Hydrodictyon* eine längere Starklichtbehandlung Schädigungen herbeiführt (NEEB 1952). Die Adaptationen an *Fontinalis*

erfolgen nach HARDER (1933) in wenigen Tagen, so daß anzunehmen ist, daß sie nicht im Zusammenhang mit dem Wachstum des Versuchsmaterials eingetreten waren. Bei *Hydrodictyon* spielen sich dagegen die periodischen Leistungsschwankungen von Photosynthese und Atmung in engem Zusammenhang mit dem Zellwachstum ab; in ihnen scheint sich ein gesteuerter Wechsel im physiologischen Zustand der in voller Entwicklung begriffenen Kolonien auszuprägen. Dabei muß unterschieden werden zwischen der Zellverlängerung, welche hier in auffallendem Maße mit der Photosynthese gekoppelt ist (PIRSON, SCHÖN und DÖRING 1954, DÖRING 1954) und der Plasmavermehrung. Wie schon NEEB gezeigt hat, kann die normale Verbindung beider Teilvorgänge weitgehend gelöst werden, und zwar entweder im Sinne einer relativen Hemmung der Streckung, die im Schwachlicht eintritt und zu plasmareichen „Ruhenetzen“ führt oder umgekehrt im Stark- oder Dauerlicht in einer bevorzugten Zellverlängerung, die sich bald auffällig in morphologischen Störungen äußert. Das Gleichgewicht des harmonischen Wachstums wird nur bei einem Wechsel mäßig starken Anzuchtlichtes mit Dunkelpausen von geeigneter Periodenlänge erhalten. Dabei stellen die Zeiten verminderter Photosynthese am Ende von 6 bis 24stündigen Lichtperioden und die folgenden Dunkelperioden offensichtlich Zeiten der assimilatorischen Weiterverwertung des im Licht zunächst angelieferten Rohmaterials dar. Dabei fehlen jedoch innerhalb eines Tagesverlaufs bei *Hydrodictyon* äußere Zeichen einer typischen Speicherungsphase. Die Notwendigkeit der Dunkelpausen für den ungestörten Wachstumsverlauf des Wassernetzes zeigt, daß man der Photosynthese keinesfalls alle assimilatorischen, insbesondere reduktiven Funktionen der grünen Zelle zuschreiben darf, wozu bei dem heutigen Forschungsstand, nach dem zumindest eine strenge Spezifität der Reduktionsreaktion im Photosynthesemechanismus zweifelhaft ist, eine gewisse Neigung besteht (vgl. z. B. KANDLER 1950). Daß eine periodische Schwankung des physiologischen Zustands zwischen Phasen stärkerer und schwächerer Photosynthesetätigkeit und damit verschieden intensiver Anlieferung von Bau- und Betriebsmaterial auch einzelligen Algen vom *Chlorella*-Typ, welche bekanntlich ohne weiteres im Dauerlicht kultiviert werden können, nicht fremd ist, wird aus neuen Befunden von TAMIYA und Mitarb. (1953, 1954) deutlich. Im Entwicklungsverlauf einer Zelle kann man danach unterscheiden zwischen einer Phase intensiver Leistung des Photosyntheseapparates, die für die jungen Zellen kennzeichnend ist und einer solchen stark geminderter Photosynthese derjenigen Zellen, welche kurz vor der Teilung stehen; einige Zeit nach der Teilung wird dann die Photosynthese-

fähigkeit wieder voll regeneriert. Bei kontinuierlichem Anzuchtlicht sind diese Unterschiede verwischt, weil sich in der Algensuspension ein physiologischer Durchschnitt einstellt, d. h. gleichzeitig die verschiedensten Einzelzustände vorliegen. Durch Wechsellicht dagegen gelingt es, die Periodik der Einzelzellen bis zu einem gewissen Ausmaß zu synchronisieren. Die periodischen Photosyntheseschwankungen sind nach TAMIIYA und Mitarb. zugleich Indikatoren für eine inverse Periodik assimilatorischer Vorgänge, die als Dunkelreaktionen gewertet werden müssen und als solche wahrscheinlich abhängig von der Energiebelieferung durch die Atmung sind. Freilich bedarf es noch eingehender Prüfung, ob die extrem niedrigen Photosynthesewerte der vor der Teilung befindlichen Zellen („Lichtzellen“ nach TAMIIYA) und besonders deren ungewöhnlich hohe photosynthetische Quotienten tatsächlich in einem normalen Zyklus physiologischer Reaktionsfähigkeit hineingehören und nicht etwa einen pathologischen Zustand unter dem Einfluß der speziellen Versuchsbedingungen (Starklicht) zum Ausdruck bringen. Der unmittelbare Vergleich zwischen *Chlorella* und *Hydrodictyon* ist wegen der großen Unterschiede im Bautyp beider Algen schwierig.

Die *Hydrodictyon*-Zellen sind in ihrer Photosyntheseperiodik nicht starr festgelegt, sondern in der Lage, dieselbe nach Maßgabe der Versuchsbedingungen in gewissen Grenzen zu ändern. Am bemerkenswertesten in dieser Beziehung ist der Nachweis einer Verschiebung des Photosynthesemaximums in Richtung auf die Mitte der Lichtperiode, sobald eine Verlängerung oder Verkürzung der Periodenlänge vorgenommen wird. Es drängt sich hier die Frage nach dem Mechanismus einer solchen Regulation auf, die sich natürlich schon durch das Vorliegen einer 24stündigen „Normal“-Periodik stellt. Man hat somit nach einer Vorstellung zu suchen, welche alle induzierten Photosyntheseschwankungen allgemein kausal zu deuten vermag.

Die Möglichkeit, daß die periodischen Leistungsschwankungen auf  $\text{CO}_2$ -Mangel oder temporärer Hemmung der  $\text{CO}_2$ -Zufuhr zum Photosyntheseapparat beruhen, konnte ausgeschlossen werden. Reichliche  $\text{CO}_2$ -Zufuhr zum Versuchsmedium hebt zwar die gesamte Photosyntheseleistung an, läßt dabei jedoch deren Periodik unberührt. — Die photosynthetischen Hauptassimilate, im wesentlichen also Kohlenhydrate, deren Spiegel nach den besonders von KOSTYTSCHEW und Mitarb. (1928) entwickelten Vorstellungen für den Tagesgang der Photosynthese von maßgeblicher Bedeutung ist, scheinen bei *Hydrodictyon* nicht entscheidend an der Photosyntheseregulation beteiligt zu sein. Glukose jedenfalls, die — von außen zugeführt — Atmung und Wachstum der Zellen fördert

(DÖRING 1954) und die Nachschwingungen der Atmungsperiodik eliminiert, hat keinen grundlegenden Einfluß auf den typischen Gang der Photosyntheseleistung. Es liegt jedoch nahe, den durch mehrstündige Belichtung ausgelösten Photosyntheseabfall einem anderen primären oder sekundären Photosyntheseprodukt zuzuschreiben, vielleicht einem nur in geringfügiger Menge produzierten Wirkstoff, etwa nach Art des von SHIAU und FRANCK (1947) geforderten Narkotikums, das die Photosynthese durch Eingreifen in den photochemischen Mechanismus außer Funktion setzt. Menge oder Wirkung eines solchen Lichthemmsstoffs hängen nun nicht in einfacher Weise von der Dauer oder Höhe der Photosynthese ab; denn der Eintritt in die Hemmungsphase erfolgt je nach Länge der Licht/Dunkelwechsel früher oder später. Man kommt nicht ohne die Annahme eines zweiten Hemmprinzips aus, das in der Dunkelheit gebildet, die Photosynthese bei Einsetzen der Belichtung limitiert und im Laufe der ersten Belichtungsstunden beseitigt oder unwirksam gemacht wird. Rein formal und vorerst durchaus hypothetisch sind unsere Beobachtungen erklärbar mit der Vorstellung, daß Dunkelhemmsstoff und Lichthemmsstoff — etwa als oxydiertes und reduziertes Nebenprodukt einer respiratorisch-oxydativen bzw. photosynthetisch-reduktiven Stoffwechselphase — miteinander in Reaktion treten, und zwar derart, daß bei Belichtungsbeginn der auftretende Lichthemmsstoff zur (reduktiven) Beseitigung des angesammelten Dunkelhemmsstoffs verbraucht wird; danach ist vorübergehend die Voraussetzung zu maximaler Photosynthese gegeben, bis durch Anreicherung des nunmehr nicht mehr verbrauchten Lichthemmsstoffs eine Depression der Leistung herbeigeführt wird. Der Lichthemmsstoff muß seinerseits in der Dunkelphase unwirksam werden; die niedrige Anfangsleistung der Photosynthese wäre wohl mit der Erhaltung des Hemmprinzips über die Dunkelzeit hinweg erklärbar, nicht aber der dann anschließende Anstieg<sup>1)</sup> bis zum Erreichen eines Maximums.

Daß die periodischen Schwankungen der Atmung von den nämlichen beiden Prinzipien bestimmt werden, ist denkbar, aber nicht selbstverständlich. Man hat hier vor allem zu berücksichtigen, daß Photosynthese und Atmung, vielleicht schon auf Grund einer verschiedenen Lokalisation ihrer Fermentsysteme, gerade nach dem

---

1) Wir vermeiden den hierfür naheliegenden Ausdruck Induktion, der schon für die wohl ganz andersartigen kurzzeitigen Anlaufprozesse der Photosynthese (vgl. zuletzt VAN DER VEEN) vergeben ist. Eher wird man hier an die von HARDER (1930, 1933) mit Hinweis auf ältere Angaben erörterte langfristige Aktivierung denken, die von der Länge der vorangehenden Dunkelzeiten stark beeinflusst ist. Wenn wir von Hemmstoffen sprechen, so soll damit keineswegs der Eindruck erweckt werden, daß wir „Aktivierungen“ und „Depressionen“ heute biochemisch präziser kennzeichnen können, als dies seinerzeit möglich war.

letzten Forschungsstand nicht einfach in einer gegensinnig verlaufenden Einstellung derselben Reaktionsgleichgewichte bestehen. Auch muß in diesem Zusammenhang auf die Beseitigung der respiratorischen (nicht dagegen der photosynthetischen) Periodik durch Glukosezusatz verwiesen werden, die anzuzeigen scheint, daß die suboptimalen Leistungen innerhalb dieser Periodik auf einer temporären Störung in der Belieferung des respiratorischen Fermentsystems mit Substrat aus dem reichlichen Vorrat an Photosyntheseprodukten beruhen. Jedenfalls ist bemerkenswert, daß die Atmung von *Hydrodictyon* erst Stunden nach Ausschalten der Belichtung ein ebenfalls mit der Periodenlänge verschiebbares Maximum aufweist, also entgegen vielen sonst gemachten Erfahrungen oder Annahmen einer recht langfristig hemmenden Nachwirkung der Belichtung unterworfen ist. Es sei an dieser Stelle vermerkt, daß schon PLAETZER (1917) an *Spirogyra* ein Atmungsmaximum mehrere Stunden nach Aufhören der Beleuchtung beobachtet hat. Dabei wurde bereits nach einer Beziehung zwischen diesem Effekt und der Wachstumsphase dieser Alge gesucht. Die Voraussetzung für einen unmittelbaren Vergleich mit unseren Befunden scheint uns aber aus methodischen Gründen nicht gegeben zu sein. Als Ursache für die an das Atmungsmaximum anschließende mäßige Hemmung ist das Eingreifen eines regulatorischen Agens wahrscheinlicher als eine Substratverarmung. Für diese fehlt nicht nur ein äußeres Anzeichen, sondern sie kann auch deshalb ausgeschlossen werden, weil eine erhöhte photosynthetische Stoffproduktion durch zusätzliche CO<sub>2</sub>-Gaben im Licht ohne Einfluß auf den periodischen Abfall der Atmung ist.

Da bei niedrigen Organismen Äußerungen einer offensichtlich endogenen Tagesrhythmik mehrfach beschrieben worden sind (z. B. POHL 1948, SCHMIDLE 1951, ÜBELMESSER 1954, wohl am eindrucksvollsten vor kurzem durch BÜHNEMANN 1955 für die Zoosporenbildung von *Oedogonium cardiacum* WITTR.), liegt es nahe, auch die periodischen Leistungsänderungen von Photosynthese und Atmung bei *Hydrodictyon* als Ausdruck eines endogen-rhythmisch gesteuerten Aktivitätswechsels zu betrachten. Die starke Plastizität der Leistungskurven, d. h. ihre offenbar völlige Anpassung an die applizierten Licht/Dunkelwechsel (6 : 6, 12 : 12, 24 : 24, aber auch 10½ : 7 Stunden) und die störungslose Inversion der Periodik sprechen allein nicht eindeutig gegen eine derart endogene Grundlage der Stoffwechselperiodik (vgl. BÜNNING 1953, S. 442ff.). Zieht man jedoch als Kriterium das Verhalten nach Übergang von Wechsel- zu Dauerbedingungen heran, so wird die endogene Natur der Periodik sehr zweifelhaft. Es ist sehr auffällig, daß die Nachschwingungen der Photosynthese (im Dauerlicht) und der Atmung (Dauerverdunkelung) in ihrer Phasenlage in den Grenzen der Meßgenauigkeit exakt dem zuvor induzierten Licht/Dunkelwechsel entsprechen und sich in keinem Falle die Rückkehr zu einem Grundrhythmus andeutet, wie dies seit PFEFFER in anderen Fällen vielfach beschrieben worden ist (in neuerer Zeit z. B. von SCHMITZ 1951, BUSCH 1953, BÜNSOW 1953, 1953a). Doch muß eingeräumt werden, daß die verfügbare Zeit zur Beobachtung einer solchen Rückkehr einer

Grundschwingung verhältnismäßig kurz ist, weil die Photosynthese im Dauerlicht dem Gaswechselgleichgewicht zustrebt und sich in direktem oder indirektem Zusammenhang damit Zellschädigungen einstellen; auch die Dauerverdunkelung, an sich zunächst nicht von Nachteil, bringt einen langsamen Atmungsabfall mit sich, innerhalb dessen ein endogen bedingter Anstieg unterdrückt sein könnte. Angesichts dieser Unsicherheit ist besonders wichtig, daß auch eine hohe Photosyntheseleistung im Dauerlicht zu aperiodischem Verlauf veranlaßt werden kann, wenn zuvor die Photosynthese durch  $\text{CO}_2$ -Entzug einige Zeit blockiert war. Eine endogene Rhythmik hätte sich in diesem Falle mit Wiederaufnahme des  $\text{CO}_2$  bemerkbar machen müssen. Im ganzen sprechen somit unsere Beobachtungen gegen die Beteiligung einer endogenen Komponente an dem Zeitverlauf der vorliegenden Stoffwechselschwankungen. Mit dieser Feststellung soll jedoch die Möglichkeit endogen gesteuerter Rhythmen im Entwicklungsgang von *Hydrodictyon* nicht ausgeschlossen werden. Die Zellverlängerung allerdings folgt nach DÖRING durchaus dem Verhalten der Photosynthese im Wechsellicht und nach Übergang zu konstanten Bedingungen. Auch die Kernteilung innerhalb der polyenergiden Zellen scheint sich dem Wechsel der Belichtungsbedingungen anzupassen. Es entsteht so insgesamt der Eindruck, daß bei *Hydrodictyon* eine endogene Rhythmik nur von verhältnismäßig geringer Bedeutung für die Entwicklung sein kann, also ein recht plastischer physiologischer Reaktionstyp vorliegt.

Die kausale Deutung der induzierten Nachschwingungen macht vorerst erhebliche Schwierigkeiten. Es ist kaum ein einfacher biochemischer Mechanismus vorstellbar, der eine solche periodische Reaktionsweise mit einstellbarer Phasenlage unter konstanten Bedingungen erzwingen würde. Hält man an der Vorstellung fest, daß im Licht/Dunkelwechsel die regelmäßige Folge einer in weiten Grenzen regulierbaren Aufeinanderfolge einer photosynthetisch-reduktiven Phase und einer Dunkelphase mit oxydativ-dissimilatorisch gesteuerter Weiterverarbeitung des Baumaterials induziert wird, so müßte ein solcher Phasenwechsel verbunden mit der Erzeugung der jeweiligen Regulatoren nach Übergang zu Dauerlicht oder zu Dauerverdunkelung noch über eine Anzahl von Perioden hinweg erhalten bleiben.

Abschließend sei noch auf die Beobachtung hingewiesen, daß innerhalb der Nachschwingungen die Lage des Photosynthesemaximums stets mit derjenigen des Atmungsmaximums alterniert. Wenn man aus den Nachschwingungen auf die Verhältnisse im Wechsellicht zurückschließen darf, was angesichts der strengen Abhängigkeit der Nachschwingungen

von den induzierten Perioden besonders nahelegt, so besagt dies, daß während der Zeiten maximaler Photosynthese die Atmung ein Minimum aufweist. Die Nachschwingungen von Atmung und Photosynthese stützen damit ihrerseits die Vorstellung eines Wechsels von oxydativer und reduktiver Phase im Stoffwechsel der wachsenden *Hydrodictyon*-Zellen. Wir berühren hier das viel erörterte Problem des Verhaltens der Normalatmung im Licht (vgl. BROWN und FRENKEL 1953). Zwar haben die von BROWN ausgeführten Versuche mit markiertem Sauerstoff bei *Chlorella*-Stämmen keine Anhaltspunkte für eine Hemmung des respiratorischen O<sub>2</sub>-Verbrauchs während der Photosynthese ergeben, doch ist eine solche bei anderen Objekten nicht ausgeschlossen und in jedem Falle zu erwarten, wo Photosynthese und Atmung auch nur einen Teilschritt in gegenläufigem Sinne gemeinsam haben. Vielleicht hängt die Notwendigkeit der Dunkelpausen bei *Hydrodictyon* eben damit zusammen, daß die für die Aufbauvorgänge unentbehrliche Atmung im Licht herabreguliert ist und daher auf die Belichtung folgen muß, während bei der im Dauerlicht ungestört wachsenden *Chlorella* die Atmung und die ihr angeschlossenen assimilatorischen Vorgänge auch im Licht ablaufen können. Die Notwendigkeit einer Stoffwechselperiodik wäre bei *Hydrodictyon* „endogen“ bedingt, der quantitative Rhythmus derselben aber weitgehend modifizierbar.

### Zusammenfassung

1. *Hydrodictyon reticulatum* wurde in besonders gereinigter Nährlösung aufgezogen.

2. Die Sauerstoffproduktion im Licht bzw. der Sauerstoffverbrauch im Dunkeln wurden polarometrisch bestimmt.

3. Der photosynthetische und der respiratorische Gaswechsel verlaufen im 12stündigen Wechsel von Licht und Dunkelheit jeweils nicht gleichmäßig, sondern mit charakteristischen periodischen Schwankungen.

Die Photosynthese steigt nach dem Belichtungsbeginn an, erreicht nach 4 Stunden einen Höchstwert und fällt in der restlichen Lichtzeit etwa auf die Hälfte des Maximalwertes ab.

Die Atmung beginnt nach dem Abschalten des Lichtes nicht mit dem Höchstwert, sondern erreicht diesen erst nach 4 Dunkelstunden. Danach fällt sie allmählich ab.

4. Beim Übergang zu Dauerbelichtung wird der Photosyntheseverlauf nicht gleichförmig, sondern er weist drei periodengerechte Nachschwingungen auf. Der Atmungsverlauf bei Dauerverdunkelung schwingt ebenfalls zweimal periodengerecht nach.

5. Für den Photosyntheseverlauf ist die Länge der vorangegangenen Dunkelpause von besonderer Bedeutung. Sie muß annähernd gleich lang wie die Belichtungszeit sein. Kürzere Dunkelzeiten bedingen einen flacheren Anstieg der Photosynthese und eine Senkung der Gesamtleistung. Längere Dunkelpausen verursachen eine lange Anlaufzeit der Photosynthese; die Maxima sind in diesen Fällen an das Ende der Lichtzeit verschoben.

6. Der Photosyntheseverlauf wird durch Bikarbonat zu keiner Zeit der Belichtung beeinflusst. Bei Erhöhung der Außenkonzentration an freiem  $\text{CO}_2$  wird der Photosyntheseverlauf in allen Zeitphasen erhöht. Der ausgeprägte Tagesgang bleibt jedoch erhalten. — Die Nachschwingungen der Photosynthese treten auch bei zusätzlicher  $\text{CO}_2$ -Versorgung im Dauerlicht auf. Die Amplitude ist erhöht, die Phasenlage der Maxima bleibt unverändert.

Zusätzliche Versorgung mit freiem  $\text{CO}_2$  (nicht mit Bikarbonat) während der Anzucht wirkt wachstumsfördernd.

7. Durch Glukosezufuhr wird der periodische Photosyntheseverlauf nicht beeinflusst. Die Atmung wird nach Glukosezufuhr auf das Vierfache erhöht. Die Ausbildung der Atmungsmaxima wird dabei unterbunden.

8. Bei unvollständiger Hemmung der Photosynthese durch  $\text{CO}_2$ -Entzug während des Licht/Dunkelwechsels sind im Dauerlicht die Nachschwingungen der durch  $\text{CO}_2$  wieder in Gang gesetzten Photosynthese noch eben zu beobachten.

Wird die apparente Photosynthese im Dauerlicht durch  $\text{CO}_2$ -Entzug völlig blockiert, so wird nach Wiederversorgung mit  $\text{CO}_2$  der Photosyntheseverlauf gleichförmig.

9. Durch verschiedene Beleuchtungsrythmen ( $24:24$ ,  $6:6$ ,  $10\frac{1}{2}:7$  Stunden) werden entsprechende Periodizitäten induziert. Nach dem Übergang zu konstanten Bedingungen schwingen Photosynthese bzw. Atmung in den vorher applizierten Frequenzen nach. Eine Rückkehr zur ehemaligen 12-Stundenperiodik wird nicht beobachtet.

10. Für das Zustandekommen des tagesrhythmischen Verlaufs von Photosynthese und Atmung (und deren Nachschwingungen beim Übergang zu konstanten Bedingungen) wird eine vorläufige Arbeitshypothese entwickelt. Der periodische Verlauf von Photosynthese bzw. Atmung ist offensichtlich nicht einfacher Ausdruck einer endogenen Tagesrhythmik.

11. Die Periodik der Photosynthese und der Atmung alternieren in ihrer Phasenlage. Einem Maximum der Photosynthese entspricht ein Minimum der Atmung.

Die Arbeit wurde unter der Leitung von Prof. Dr. A. PIRSON als Dissertationsarbeit ausgeführt. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sei für apparative Unterstützung gedankt.

## Literatur

- BROWN, A. H., u. FRENKEL, R. W., 1953. Photosynthesis. Ann. Rev. of Plant Phys. **4**, 23—58. — BÜHNEMANN, F., 1955. Die rhythmische Sporenbildung von *Oedogonium cardiacum*. WITTR., Biol. Zentrbl. **73**, 1—54. — BÜNNING, E., 1953. Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. 3. Aufl., 539 S. Berlin. — BÜNSOW, R., 1953. Über den Einfluß der Lichtmenge auf die endogene Tagesrhythmik bei *Kalanchoe bloßfeldiana*. Biol. Zbl. **72**, 465—477. — Ders., 1953a. Über tages- und jahresrhythmische Änderungen der photoperiodischen Lichtempfindlichkeit bei *Kalanchoe bloßfeldiana*. Z. f. Bot. **41**, 257—276. — BUSCH, G., 1953. Über die photoperiodische Formänderung der Chloroplasten von *Selaginella serpens*. Biol. Zbl. **72**, 598—629. — DIRSCHERL, W., u. BERGMAYER, H. U., 1950. Fortlaufende polarographische Sauerstoffbestimmung in chloridhaltigen Lösungen und ihre Anwendung zur Messung der Gewebsatmung. Biochem. Z. **321**, 68—82. — DÖRING, H., 1954. Periodische Wachstumserscheinungen bei der Grünalge *Hydrodictyon* (L.) LAGERH. Dissertation Marburg. — DUTTON, H. J., and MANNING, W. M., 1941. Evidence for carotenoid-sensitized photosynthesis in the diatom *Nitzschia closterium*. Amer. J. Bot. **28**, 516—526. — GESSNER, F., 1937. Untersuchungen über Assimilation und Atmung submerser Wasserpflanzen. Jahrb. wiss. Bot. **85**, 267—328. — HANS, W., 1951. Apparate zur Registrierung polarographischer Aufnahmen. Chem. Ing. Technik **23**, 428—432. — HARDER, R., 1930. Über die Assimilation der Kohlensäure unter konstanten Außenbedingungen I. Planta **11**, 263—293. — Ders., 1933. Über die Assimilation der Kohlensäure unter konstanten Außenbedingungen II. Planta **20**, 699—733. — HEYROVSKÝ, J., 1936. Polarographie: In physikalische Methoden der analytischen Chemie, Leipzig. Bd. II, 260—322, Bd. III, 422—427. — Ders., 1941. Polarographie, Wien. 514 S. — Ders., 1948. Polarographisches Praktikum, 118 S. Berlin. — HOHN, H., 1937. Chemische Analysen mit dem Polarographen. 112 S. — KANDLER, O., 1950. Über die Beziehungen zwischen Phosphathaushalt und Photosynthese I. Z. f. Naturforschg **5b**, 423—437. — KOLTHOFF, J. M., and LINGANE, J. J., 1952. Polarography, 2. Aufl., 2 Bde, 990 S. New York. — KOSTYTSCHEW, S., BAZYRINA, K., u. TSCHESNOKOV, W., 1928. Untersuchungen über die Photosynthese der Laubblätter unter natürlichen Verhältnissen. Planta **5**, 696—724. — LINGANE, J. J., and KERLINGER, H., 1940. Use of a condensor to reduce galvanometer oscillations in polarographie measurements. Ind. and Eng. chemistry (Anal. Edition) **12**, 750—752. — NEEB, O., 1952. *Hydrodictyon* als Objekt einer vergleichenden Untersuchung physiologischer Größen. Flora **139**, 39—95. — NIHEI, T., SASA, T., MIYACHI, S., SUZUKI, K., and TAMIYA, H., 1954. Change of photosynthetic activity of *Chlorella* cells during the course of their normal life cycle. Arch. f. Mikrobiol. **21**, 156—166. — ÖSTERLIND, S., 1950. Inorganic carbon sources of green algae I. Physiol. Plant **3**, 353—360. — PETERING, H. G., and DANIELS, J., 1938. The determination of dissolved oxygen by means of the dropping mercury electrode, with application in biology. J. Amer. Chem. Soc. **60**, 2796—2802. — PIRSON, A., u. DÖRING, H., 1952. Induzierte Wachstumsperioden bei Grünalgen. Flora **139**, 314—328. — Ders., SCHÖN, W. J., u. DÖRING, H., 1954. Wachstums- und Stoffwechselperiodik bei *Hydrodictyon*. Z. f. Naturforschg **9b**, 349—353. — PLAETZER, H., 1917. Untersuchungen über die Assimilation und

Atmung von Wasserpflanzen. Verh. d. physik. und mediz. Ges. Würzburg **45**, 31—101. — POHL, R., 1948. Tagesrhythmik im phototaktischen Verhalten von *Euglena gracilis*. Z. f. Naturforschg **3b**, 367—374. — RABINOWITSCH, E., 1951. Photosynthesis and related processes **II-1**, 873—883, New York. — SHIAU, Y. G., and FRANCK, J., 1947. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis in algae, leaves and chloroplasts. Arch. Biochem. **14**, 253—295. — SCHMIDLE, A., 1951. Die Tagesperiodizität der asexuellen Reproduktion von *Pilobolus sphaerosporus*. Arch. Mikrobiol. **16**, 80—100. — SCHMITZ, H., 1951. Über Beziehungen zwischen Blütenbildung in verschiedenen Licht-Dunkelkombinationen und Atmungsrythmik bei wechselnden photoperiodischen Bedingungen. Planta **39**, 271—308. — STACKELBERG, M. v., 1950. Polarographische Arbeitsmethoden, 478 S. Berlin. — Ders., 1939. Die wissenschaftlichen Grundlagen der Polarographie. Z. f. Elektrochem. **45**, 466—491. — STAUFFER, J. F., 1947. The determination of dissolved oxygen by means of the dropping mercury electrode, in: Manometric techniques and related methods, 3<sup>rd</sup> print. S. 132—140. Minneapolis. — TAMIYA, H., IWAMURA, T., SHIBATA, K., HASE, E., and NIHEI, T., 1953. Correlation between photosynthesis and light independend metabolism in the growth of *Chlorella*. Bioch. et Biophys. Acta **12**, 23—40 (vgl. auch unter NIHEI). — ÜBELMESSER, E. R., 1954. Über den endonomen Rhythmus der Sporangienträgerbildung von *Pilobolus*. Arch. f. Mikrobiol. **20**, 1—33. — VAN DER VEEN, R., 1950. Induction Phenomena in Photosynthesis. Phys. Plantarum **3**, 247—257. — WANNER, H., 1945. Die Temperaturabhängigkeit der Sauerstoffdiffusion in verdünnten wäßrigen Salzlösungen. Helv. Chim. Acta **28**, 23—26. — Ders., 1945. Sauerstoffdiffusion als begrenzender Faktor der Atmung von Pflanzenwurzeln. Vierteljahrschrift d. Naturf. Gesellsch. Zürich **90**, 98—119. — WARBURG, O., GELEICK, H., u. BRIESE, K., 1952. Über die Messung der Photosynthese in Karbonat-Bikarbonatgemischen. Z. f. Naturforschg **7b**, 141—144.

Anschrift des Verfassers: Dr. WALTER J. SCHÖN, Botanisches Institut der Universität Marburg a. d. Lahn.

## Lebenslauf

Ich, WALTER JOSEF SCHÖN, wurde am 1. November 1923 in Freudenthal, Ostsudetenland, geboren. Ich besitze die deutsche Staatsangehörigkeit und bin katholisch. Nach dem Besuch der Volksschule von 1929 bis 1933 absolvierte ich das Realgymnasium in Freudenthal. Die Reifeprüfung legte ich am 28. Juni 1941 ab. Unmittelbar daran schlossen sich Wehrdienst, Kriegseinsatz und Gefangenschaft an. Von 1946 bis 1947 arbeitete ich bei der Deutschen Reichsbahn. Im Sommer-Semester 1947 begann ich mit dem Studium der Naturwissenschaften an der Universität Marburg. Dieses schloß ich am 28. Juli 1954 mit der Promotion ab.

Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren und Dozenten: ALVERDES, ASMUS, BOGEN, BÜSING, CLAUSSEN, DIMROTH, HERZBERG, HOCK, JOST, KESSEL, LUTHER, MAHR, MEERWEIN, PIRSON, POETSCHKE, SCHLIEPER, STEFFEN, VOGT, WALCHER.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. PIRSON, danke ich für die Förderung und Unterstützung, die er mir bei meiner Arbeit zuteil werden ließ.

---

